

*На правах рукописи*

**ВОСКРЕСЕНСКАЯ Ольга Леонидовна**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ  
ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ**

03.00.16 – экология

03.00.12 – физиология и биохимия растений

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Казань – 2009

Работа выполнена на кафедре экологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования  
«Марийский государственный университет»

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор,  
***Жукова Людмила Алексеевна***

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
***Хохлова Людмила Петровна***

доктор биологических наук, профессор  
***Комаров Александр Сергеевич***

доктор биологических наук, профессор  
***Гордон Лев Хаймович***

Ведущая организация: Нижегородский государственный  
университет им. Н.И. Лобачевского

Защита состоится «24» декабря 2009 г. в 14<sup>30</sup> часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при ФГОУ ВПО «Казанский государственный университет им. В.И. Ульянова-Ленина» по адресу: 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18

Факс: (843) 238-76-01

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского государственного университета

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук, доцент

Зелеев Р.М.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Вопрос об охране окружающей среды, в том числе ее растительного компонента, является одним из центральных вопросов биологической науки. В связи с обострением экологической ситуации, связанной с увеличением антропогенного загрязнения окружающей среды, чрезвычайно важное значение приобретает комплексное изучение растений, произрастающих в условиях экологического стресса в урбофитоценозах.

Адаптивная стратегия растений – это комплекс морфологических, физиологических и биохимических характеристик, которые позволяют эффективно использовать ресурсы среды и реализоваться на разных уровнях организации живых систем: от молекулярного до биосферного (Иванов, Пьянков, 2000).

Реакция растений на факторы среды изучена далеко не полностью. Эта фрагментарность описаний адаптивных комплексов отражает незавершенность теоретической базы экологической физиологии растений. Однако общая экологизация подходов в естественных науках, потребность в практическом управлении адаптивным потенциалом растений делает проблему построения системы общетеоретических подходов в экологической физиологии все более актуальной. Понимание закономерностей приспособления растений к экстремальным факторам среды является основой экологического прогнозирования. В первую очередь это касается устойчивости и продуктивности декоративных, газонных и древесных насаждений в условиях города с учетом интенсивности и масштабов действия техногенных факторов.

Воздействие антропогенного загрязнения следует обсуждать с учетом биологического возраста растений, т.к. в условиях городской среды защитные адаптационные механизмы растений не просто обеспечивают выживание организма, а направлены на реализацию онтогенетической программы при длительном воздействии загрязняющих факторов.

Учениками и последователями А.А. Уранова разработаны морфологические критерии выделения онтогенетических состояний для растений практически всех жизненных форм. Применение концепции дискретного описания онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Смирнова, 1987; Жукова, 1995 и др.) позволило детально описать онтогенетические состояния более тысячи видов семенных растений. В то же время количество исследований, посвященных изучению особенностей физиологических процессов на отдельных этапах онтогенеза растений при разной напряженности экологических факторов среды, явно недостаточно. Без физиологической оценки этапов онтогенеза невозможно в полной мере представить себе общую картину роста и развития растений в целом. Использование физиолого-биохимических подходов при изучении антропогенных факторов среды обусловлено тем, что именно эффективность метаболических и энергетических процессов определяет конкурентоспособность растений, темп их развития и структуру популяции.

Одной из наиболее актуальных проблем современной экологической физиологии растений является исследование адаптационных возможностей на разных этапах онтогенеза растений, способных проходить полный цикл развития в условиях изменяющихся факторов среды и разработка представлений о взаимодействии растений со средой обитания в процессе онтогенеза.

**Цель исследования** – охарактеризовать функциональную поливариантность онтогенеза растений и выявить физиолого-биохимические критерии адаптационного потенциала онтогенетических состояний растений в условиях антропогенного загрязнения среды.

В **задачи** работы входило:

1. Изучить физиологические особенности плодов и семян и воздействие на них солей тяжелых металлов.
2. В модельных опытах с избытком цинка выявить специфику ионного обмена и дыхательного метаболизма на начальных этапах онтогенеза растений.
3. Установить закономерности распределения, накопления и круговорота тяжелых металлов, азота и зольных элементов у растений разного биологического возраста в урбоценозах.
4. Исследовать особенности водного и минерального обмена в онтогенезе растений разных жизненных форм при воздействии факторов городской среды.
5. Определить роль антиоксидантной системы защиты и некоторых окислительно-восстановительных ферментов в приспособительных реакциях растений разных онтогенетических состояний к условиям антропогенного загрязнения.
6. Оценить основные показатели роста растений разных жизненных форм на отдельных этапах онтогенеза и толерантность различных онтогенетических состояний растений к комплексу антропогенных факторов.

**Научная новизна работы.** Для физиолого-биохимической характеристики растений впервые была использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1967). Новизна работы заключается в объединении морфологических и физиолого-биохимических подходов для изучения особенностей онтогенетических состояний и поливариантности развития растений. До сих пор концепция поливариантности развития затрагивала организменный и популяционный уровни, в ходе работы она была дополнена клеточным и молекулярным уровнями, введено представление о функциональной поливариантности онтогенеза.

Впервые показано, что в процессе онтогенеза однолетних растений наблюдается смена работы ферментативных систем, выражающаяся в колебательном характере активности железо- и медьсодержащих оксидаз в зависимости от биологического возраста растений. В качестве физиологических характеристик онтогенетических состояний растений наряду с морфологическими признаками предложено использовать активность железо- и медьсодержащих ферментов.

Показано, что тяжелые металлы оказывают негативное влияние на многие стороны жизнедеятельности растений. Так, при избытке цинка в среде произрастания на начальных этапах онтогенеза у овса посевного обнаружено нарушение барьерной и транспортной функций клеточных мембран и изменение путей дыхательного метаболизма, а именно активирование цианидрезистентного пути дыхания (до 70%) и уменьшение вклада основного цитохромного пути (на 50%). Полученные в работе данные вносят определенный вклад в

расшифровку механизма токсического действия тяжелых металлов на растения и разработку теории устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

Теоретические подходы, используемые при изучении специфики окислительно-восстановительных процессов, дыхательного метаболизма, минерального и водного обменов в ходе онтогенеза растений разных жизненных форм в условиях антропогенного загрязнения, дополняют общую теорию фитостресса. При этом выявлены экологически значимые физиолого-биохимические показатели в онтогенезе, отражающие реакцию растений на техногенное загрязнение и обеспечивающие механизмы их адаптаций.

Впервые показано, что физиолого-биохимические процессы у растений разных жизненных форм изменяются не только в зависимости от таксономического положения растений, условий обитания и воздействия антропогенных факторов, но и от продолжительности онтогенеза и его этапов. Полученные результаты расширяют представления о физиологических основах роста и развития растений.

**Практическая значимость.** Впервые в г. Йошкар-Оле проведен экологический мониторинг за состоянием декоративных, газонных и древесных растений по физиолого-биохимическим показателям. Выявленные изменения исследуемых параметров в онтогенезе растений, позволяют использовать их в качестве дополнительных критериев при разработке системы оценки уровня устойчивости растений к условиям антропогенного загрязнения.

Результаты исследований представлены в Комитет экологии и природопользования администрации городского округа «Город Йошкар-Ола», МУП «Город», территориальное управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Республике Марий Эл. Мониторинговые исследования могут быть использованы для контроля за состоянием окружающей природной среды, выявления локальных зон загрязнения почвы тяжелыми металлами, а также для разработки мероприятий по улучшению экологической и санитарно-эпидемиологической обстановки в г. Йошкар-Оле.

Результаты работы вошли в «Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл» (2007, 2008, 2009) и «Энциклопедию Республики Марий Эл» (2009). Авторские свидетельства (№ 1364-78, № 1485-01) используются в работе экологических и агрохимических научно-исследовательских лабораторий.

Материалы диссертации по функциональным особенностям онтогенеза растений входят в плановую научную работу кафедры экологии ГОУВПО «Марийский государственный университет». Результаты работы применяются в учебном процессе при чтении курсов: «Общая экология», «Физиология растений», «Экология и рациональное природопользование» и большого практикума для студентов Марийского государственного университета. Методические подходы используемые при проведении исследований, вошли в учебные пособия с грифом УМО: «Организм и среда: факториальная экология» (2005), «Учебные программы общепрофессиональных, специальных дисциплин

и практик по специальности 013500 – Биоэкология» (2005) и «Физиология растений» (2008), а также в «Большой практикум по биоэкологии» (2006).

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Поливариантность онтогенеза как основная стратегия адаптаций растений к условиям среды обитания выражена не только структурным и динамическим разнообразием на организменном и популяционном уровнях, но и изменчивостью физиологических процессов на молекулярном и клеточном уровнях, что позволяет выделить особый тип функциональной поливариантности онтогенеза растений.

2. Одним из проявлений функциональной поливариантности онтогенеза является изменение соотношения основного цитохромного и альтернативного цианидрезистентного путей транспорта электронов (доля последнего возрастает до 70% при избытке цинка в среде произрастания).

3. В процессе онтогенеза растений отмечается колебательный характер изменения активности железо- и медьсодержащих ферментов, что объясняется снижением интенсивности работы одних и одновременной активизацией других окислительно-восстановительных систем в разных онтогенетических состояниях.

4. Скорость роста растений разных жизненных форм в онтогенезе постоянна и характеризуется различной интенсивностью. Кривая роста однолетних растений имеет четыре фазы, соответствующие следующим онтогенетическим состояниям: лаг-фаза (проростки), фаза интенсивного роста (ювенильное, имматурное, виргинильное), фаза замедленного роста (молодое генеративное) и фаза стационарного состояния, которая соответствует средневозрастному и старому генеративному состояниям.

5. Спектр проявления функциональной поливариантности индивидуального развития растений изменяется в зависимости от степени воздействия экологических факторов, что обеспечивает разнообразие путей онтогенеза растений и, в том числе, разную их продолжительность.

**Конкурсная поддержка работы.** Исследования выполнены при поддержке Грантов РФФИ: «Пространственно-временная организация природных популяций растений», № 98-04-49294-а (1998-2000); «Поливариантность онтогенеза и гетерогенность популяций растений», № 01-04-48949-а (2001-2003); «Экологические механизмы адаптаций растений к среде обитания и устойчивость популяций», № 04-04-49152-а (2004-2006); «Развитие МТБ для проведения исследований по биологии (04) № 05-04-52169-э\_б; № 06-04-03090-б; химии (03) № 08-03-05071-б (2005, 2006, 2008); «Эколого-физиологические адаптации растений в условиях городской среды», № 07-04-96619-р\_поволжье\_а (2007-2009). Работа проведена в рамках заданий Федерального агентства по образованию «Исследование биологического разнообразия как основы устойчивости и функционирования биологических систем» (2004-2006) и «Исследование функциональных особенностей биосистем в изменяющейся среде» (2007-2009).

**Апробация работы.** Результаты исследований и материалы диссертационной работы были доложены на: Всесоюзной конференции «Актуальные проблемы охраны и рационального использования природных ресурсов»

(Уфа, 1987); Всесоюзной конференции «Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы» (Йошкар-Ола, 1991); Всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению (Санкт-Петербург, 1996); Всероссийских Вавиловских чтениях (Йошкар-Ола, 1997, 1999, 2000, 2003, 2005); Международном симпозиуме «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования» (Пушино, 1997); Всероссийских популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 1997, 1999, 2000); Всероссийском совещании «Морфофизиология специализированных побегов» (Сыктывкар, 2000); Международной конференции «Актуальные вопросы экологической физиологии в XXI веке» (Сыктывкар, 2001); Международной конференции, посвященной 100-летию А.А. Уранова (Москва, 2001); Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2002); Всероссийской конференции «Популяция, сообщество, эволюция» (Казань, 2001); V съезде физиологов растений России (Пенза, 2003); Всероссийских научных конференциях «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004, 2006; Пушино, 2008); Республиканских научно-практических конференциях «Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения» (Йошкар-Ола, 2004, 2005, 2006); ежегодных научных конференциях МарГУ по итогам научно-исследовательской работы (Йошкар-Ола, 2003, 2005, 2007); Всероссийской научной конференции «Современные аспекты экологии и экологического образования» (Казань, 2005); Всероссийских популяционных семинарах: «Методы популяционной биологии» (Сыктывкар, 2004), «Популяция в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005), «Особь и популяция – стратегии жизни» (Уфа, 2006), «Современное состояние и пути развития популяционной биологии» (Ижевск, 2008); Годичном собрании общества физиологов растений «Физиология растений – фундаментальная основа современной фитобиотехнологии» (Ростов-на-Дону, 2006); Всероссийской конференции, посвященной 75-летию кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского госуниверситета «Физиология растений: становление, развитие, перспективы» (Казань, 2007); Международных научно-практических конференциях «Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства» Мосоловские чтения (Йошкар-Ола, 2007, 2008, 2009); Международной научной конференции «Физико–химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера» (Апатиты, 2009); Международной научной конференции «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата» (Апатиты, 2009).

**Публикации.** Количество опубликованных работ составляет 120. По материалам диссертационной работы опубликовано 67 работ, в том числе 14 статей – в изданиях, рекомендуемых ВАК для публикации основных результатов диссертации на соискание ученой степени доктора наук по направлению «Биологические науки», 3 – монографии, 2 – авторских свидетельства, 1 – электронный ресурс, 6 – учебных пособий (3 из них с грифом УМО), остальные – материалы конференций и семинаров различного уровня.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов исследований и их обсуждения, заключения, выводов и приложения. Работа изложена в 9 главах на 412 страницах, проиллюстрирована 78 рисунками и 43 таблицами. Список литературы включает 594 наименования, в том числе 113 на иностранных языках.

**Личное участие автора в получении научных результатов.** Личный вклад соискателя заключается в разработке идеи, определении и проведении научного поиска, в постановке цели, задач, в подготовке программы исследований, планировании, выборе методов исследований, постановке и проведении экспериментов, в статистической обработке и интерпретации полученных результатов.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА К УСЛОВИЯМ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

В главе рассмотрено влияние факторов среды на процессы роста и развития и возможности онтогенетической адаптации растений. Отечественными и зарубежными авторами изучено антропогенное воздействие на видовой состав, структуру (Голубева, 1999; Черненко, 2002; Цветков, 2003; Cornelissen, Callaghan, 2001) и продукционные процессы в растительных сообществах (Воробейчик и др., 1994; Базилевич, 1996; Голубева и др., 2002). Имеются работы, где рассматриваются физиологические (Карнаухов, 1988; Мерзляк и др., 1997; Николаевский, 1998; Жиров, 2001; Титов и др., 2007), анатомические и морфологические (Сергейчик, 1984, 1994; Ярмоленко, 1994) особенности отдельных видов растений, в том числе в условиях загрязнения.

В работе проанализированы основные представления об онтогенезе растений, которые базируются на концепции дискретного описания онтогенеза предложенной Т.А. Работновым, А.А. Урановым и его учениками (Заугольнова и др., 1976; Жукова, 1995, 2006, 2007; Смирнова и др., 1998; Онтогенетический атлас ..., 1997, 2000, 2002, 2005, 2007; Жукова, Глотов, 2001; Ведерникова, Жукова, 2005 и др.).

### **Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

**Характеристика района исследований.** Исследования проводились в г. Йошкар-Оле – столице Республики Марий Эл. В главе дана характеристика района исследований, подробно рассмотрена степень загрязненности атмосферы и почвенного покрова территории г. Йошкар-Олы. Для сравнения качества атмосферного воздуха в различных районах города использовался комплексный индекс загрязнения атмосферы (КИЗА). Показано, что наибольший вклад в загрязнение воздушного бассейна г. Йошкар-Олы вносили взвешенные частицы, оксиды азота и аммиак. Значения по данным показателям в ряде районов города превышали ПДК в 1,5-3 раза.

В почвах г. Йошкар-Олы выявлено превышение ПДК по подвижным формам тяжелых металлов, при этом отмечается достаточно высокий уровень содержания свинца, кадмия, цинка и меди в промышленной зоне города



(рис. 1). Основными источниками загрязнения почвы тяжелыми металлами в г. Йошкар-Оле являются промышленные предприятия и автотранспорт.

При проведении исследований изучались районы г. Йошкар-Олы с разной степенью антропогенного загрязнения: условно чистое местообитание – территория ООПТ «Сосновая роща» (лесопарковая зона); среднезагрязненный район – зона в жилой части города (селитебная зона); загрязненный район – промышленная зона города с интенсивным движением автотранспорта.

Более подробная информация о состоянии атмосферного воздуха и почвенного покрова дана в нашей коллективной монографии «Экология города Йошкар-Олы» (2007).

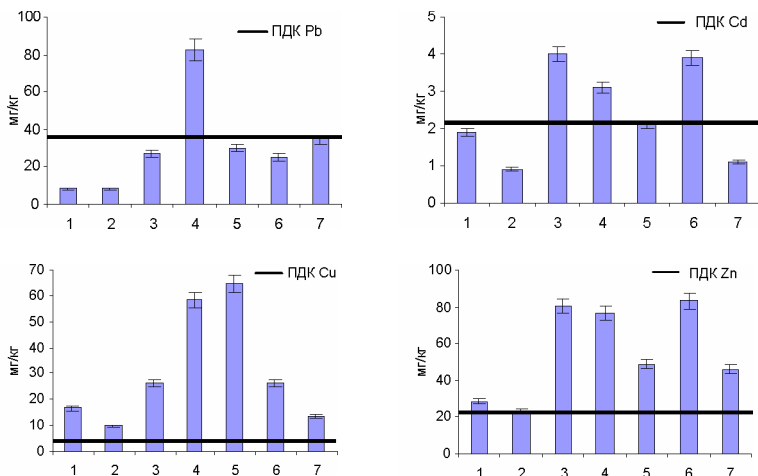


Рис. 1. Содержание тяжелых металлов в почвах г. Йошкар-Олы (подвижные формы)  
Примечание: 1 – лесопарковая зона; 2 – селитебная зона, промышленная зона: 3 – ЗАО «Завод Искож», 4 – ОАО «Марбиофарм», 5 – Завод «ММЗ», 6 – ОАО «Кристалл», 7 – ОАО «Мясокомбинат»

**Объекты исследований.** Сбор материала и исследования проводили в период с 1980 по 2008 гг. В качестве объектов исследования были взяты растения различных жизненных форм:

- однолетние травянистые растения: амарант багряный (*Amaranthus cruentus* L.), календула лекарственная (*Calendula officinalis* L.) и овес посевной (*Avena sativa* L.);
- многолетние травянистые растения: ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), подорожник большой (*Plantago major* ssp. *major* L.), тимopheвка луговая (*Phleum pratense* L.);
- древесные растения: туя западная (*Thuja occidentalis* L.).

Для проведения модельных опытов по изучению действия тяжелых металлов овес посевной сорта «Сельма» выращивали методом водных культур

на 1/5 смеси Кнопа с добавлением микроэлементов по Хогланду. Схема опытов включала 2 варианта: 1 вариант (контроль) – норма цинка (0,06 мг/л); 2 вариант – избыток цинка (60 мг/л).

При изучении влияния *антропогенных факторов* среды анализировались растения, характерные для растительных сообществ городских экосистем.

**Методы исследований.** При изучении онтогенеза растений была использована периодизация онтогенетических состояний растений, предложенная Т.А. Работновым (1950) и А.А. Урановым (1975), дополненная другими авторами (Ценопопуляции растений, 1976). В работе рассматривались четыре периода онтогенеза с десятью онтогенетическими состояниями: I. Латентный (семена), II. Прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное), III. Генеративный (молодое, средневозрастное, старое) и IV. Постгенеративный (субсенильное, сенильное). На рисунках 2 и 3 показаны онтогенезы календулы лекарственной и подорожника большого.



Рис. 2. Онтогенез *Calendula officinalis* L. (Жукова и др., 1997)

*Примечание:* онтогенетические состояния: p – проросток; j – ювенильное растение; im – имматурное растение; v – виргинильное растение; g<sub>1</sub> – молодое генеративное растение; g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное растение; g<sub>3</sub> – старое генеративное растение

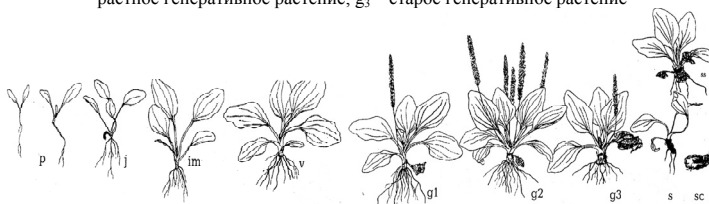


Рис. 3. Онтогенез *Plantago major ssp. major* L. (Жукова, 1983)

Схема изучения функциональных особенностей онтогенеза при изменении факторов среды показана на рисунке 4.

Характеристику физиологических особенностей семян проводили согласно ГОСТам. Влажность определяли по ГОСТ 12041-66, водопоглощающую и водоудерживающую способности – по ГОСТ 13031-74, всхожесть – по ГОСТ 12038-66 (Семена и посадочный ..., 1977). Действие тяжелых металлов на всхожесть семян определяли по методике Н.В. Реутова (1992). Исследования проводили с растворами солей CuSO<sub>4</sub>, ZnSO<sub>4</sub>, CdSO<sub>4</sub>, PbSO<sub>4</sub> в трех концентрациях: 0,01M, 0,05M, 0,1M. В контроле семена замачивались в дистиллированной воде.

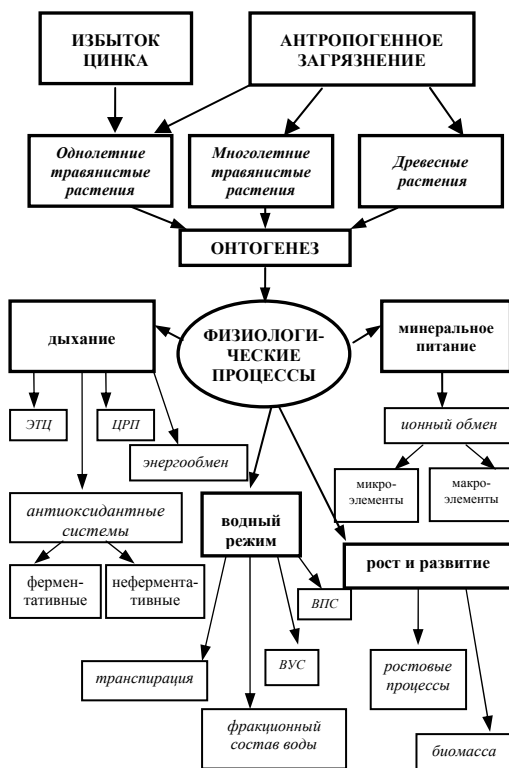


Рис. 4. Схема изучения функциональных особенностей онтогенеза растений при изменении экологических факторов среды

Общую оводненность тканей анализировали на основе разности между сырой массой листьев и после их высушивания при  $105^{\circ}\text{C}$  до постоянного веса и выражали в % от сырой массы. Фракционный состав воды (свободная и связанная) определяли рефрактометрически по методу Окунцова-Маринчик (Руководство ..., 1987; Практикум ..., 1996).

Водоудерживающую способность тканей изучали методом подсушивания и рассчитывали по потере воды в % от общего ее содержания (Николаевский, 1979; Практикум ..., 2001).

Проницаемость клеточных мембран определяли кондуктометрическим методом по выходу электролитов (Гужова и др., 1984; Практикум ..., 2001), интенсивность транспирации – весовым методом по Л.А. Иванову (Практикум ..., 1996).

Для характеристики окислительно-восстановительных процессов растений анализировали активность ферментов: общей пероксидазы (КФ 1.11.1.7) и полифенолоксидазы (КФ 1.14.18.1) фотометрическим методом по А.Н. Бояркину (1951), каталазы (КФ 1.11.1.6) – газометрическим методом (Prasad et al., 1999); аскорбатоксидазы (КФ 1.10.3.3) – спектрофотометрическим методом (Методы ..., 1987). Определение содержания аскорбиновой кислоты (витамина С) (Чупахина, 1974), общее содержание фенольных соединений (Запрометов, 1968) и каротиноидов (Lichtenthaler, 1987) осуществляли спектрофотометрическим методом.

Содержание неорганического фосфора, общего азота и серы определяли калориметрическим методом (Унифицированные методы ..., 1976; Руководство по контролю ..., 1979). Содержание калия анализировали методом пламенной фотометрии; цинка, меди – спектрофотометрическим методом; железа – фотометрическим методом с роданидом аммония; кадмия и свинца – методом инверсионной вольтамперометрии (Чернавина и др., 1978).

В качестве эталонов использовали стандартные образцы растительных материалов злаковой травосмеси СБМТ-1 и дерново-подзолистой почвы (Свидетельство ..., 1978). Рассчитаны коэффициенты накопления (Тимофеев-Ресовский и др., 1957) и передвижения (Ковалевский, 1969) химических элементов и тяжелых металлов, определено их содержание в каждом растении и онтогенетической группе.

Измерение интенсивности сверхслабого свечения проводили на квантометрической установке с фотоэлектронным умножителем (Тарусов и др., 1972). Определение содержания фосфорорганических соединений, активности фермента АТФ-азы, содержания белка проводили спектрофотометрическим методом (Починок, 1974; Руководство ..., 1994; Lowry, 1951).

Интенсивность дыхания изучали на полярографе ОН-102 с платиновым электродом (Чернавина и др., 1978), использовали ингибиторы транспорта электронов: азид натрия, амитал натрия, антимицин А, цианид калия, бенз-гидроксамовую кислоту.

Экспериментальный материал был обработан статистически. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы «STATISTICA». В работе использовали следующие статистические характеристики: среднее арифметическое, ошибка среднего арифметического, минимальные и максимальные значения в выборке, коэффициент корреляции Спирмена, t-критерий Стьюдента, одно- и многофакторный дисперсионный анализ, множественные сравнения (Глотов и др., 1982; Лакин, 1990).

### **Глава 3. СЕМЕНА КАК ЛАТЕНТНЫЙ ЭТАП ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ**

***Морфофизиологические особенности семян.*** Периодизация онтогенеза растений включает в себя онтогенетическое состояние покоящихся семян (se), относящихся к латентному периоду индивидуального развития растений. Семена представляют собой специфический орган растений с особыми свойствами и характером жизнедеятельности, они являются основной единицей распространения и размножения семенных растений (Николаева, 1985, 1992; Обручева, 2009).

В настоящее время все еще ощущается недостаточность сведений о физиологии семян, что связано не только с малой изученностью их покоя и условий выхода из него, но и с длительностью жизни семян. Помимо этого, семена дикорастущих видов сильно отличаются от семян культурных растений разнообразием своих форм и внутреннего строения, физиолого-биохимических свойств и экологических особенностей (Физиология семян, 1982).

Говоря о семенах, мы подразумеваем не только семена как таковые (например, семена подорожника большого), но и другие единицы распространения растений – плоды, когда имеем дело с невскрывающимися плодами (например, семянки календулы лекарственной или зерновки злаков).

Одним из наиболее важных факторов, определяющих возможность длительного хранения семян без потерь, является их влажность. Семена амаранта багряного характеризовались минимальной влажностью, которая составила 5,0% (рис. 5). Более высокие показатели влажности были у зерновок злаков овсяницы луговой, овса посевного, мятлика лугового и ежи сборной, а также

семян древесных растений – туи западной (9,8%). Влажность большинства исследованных плодов и семян растений изменялась в пределах 5,1-7,9%. Содержание воды в семенах в норме не должно превышать 5-9% (Николаева и др., 1985).

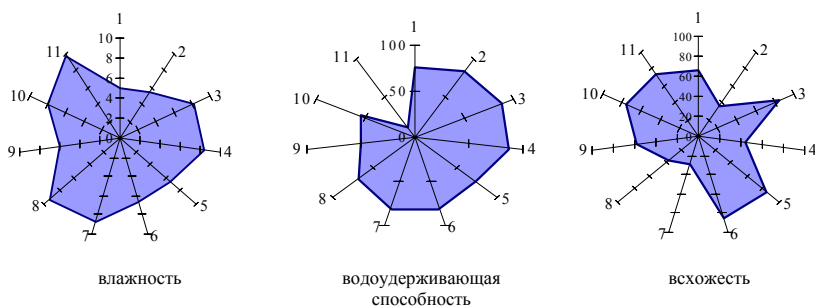


Рис. 5. Физиологические особенности семян и плодов, %

Примечание: 1 – амарант багряный, 2 – календула лекарственная, 3 – овес посевной, 4 – ежа сборная, 5 – клевер ползучий, 6 – клевер луговой, 7 – мятлик луговой, 8 – овсяница луговая, 9 – подорожник большой, 10 – тимopheевка луговая, 11 – туя западная

Прорастание семян невозможно до тех пор, пока они не впитают определенное количество воды, необходимое для метаболической активности. На самых ранних этапах набухания скорость поступления в ткани семян воды определяется не столько их жизненным уровнем, сколько их химическими и физическими свойствами. При набухании семян происходит высвобождение веществ из связанных форм на фоне проникновения в субстрат молекул воды, что активизирует этапы водопоглощения (Обручева, 2009). В работе показано, что наименьшей водопоглощающей способностью (в течение суток) обладали зерновки тимopheевки луговой (5,3%). Самая большая водопоглощающая способность была у плодов однолетних травянистых растений: календулы лекарственной (57,3%) и овса посевного (38,9%), водопоглощающая способность остальных исследуемых семян и плодов находилась в пределах 7,5-13,5% ( $p < 0,05$ ).

При подсушивании набухших семян в течение суток было отмечено, что наибольшей потерей воды характеризовались семена туи западной (рис. 5). Водоудерживающая способность семян и плодов других исследуемых растений характеризовалась достаточно высокими значениями и находилась в пределах от 83 до 86%.

Наиболее важным и общеупотребляемым показателем для характеристики качества семян является лабораторная всхожесть, которая дает представление о потенциальных возможностях семян как латентного периода онтогенеза. Зерновки овса посевного, семена клевера лугового и ползучего имели наибольшие показатели всхожести (более 80%) (рис. 5). Всхожесть зерновок ежи сборной и овсяницы луговой в целом не превышала 40%, при этом самой низкой всхожестью характеризовался мятлик луговой (30,9%).

**Действие солей тяжелых металлов на всхожесть семян.** Дисперсионный анализ показал статистически значимую разницу ( $p < 0,05$ ) по всхожести семян, обработанных солями тяжелых металлов свинца, меди, кадмия и цинка

разных концентраций. Максимальное угнетающее воздействие на семена и плоды многолетних травянистых растений оказывали соли свинца и меди в концентрации 0,1М, показатели всхожести зерновок овсяницы луговой и мятлика лугового были равны нулю. На всхожесть семян клевера ползучего и клевера лугового токсичное действие оказывали растворы серноокислых солей меди и свинца, при этом ионы свинца в концентрации 0,1М снизили показатели всхожести по сравнению с контролем в 2,4,3,2 раза.

В целом, сопоставляя литературные данные и результаты собственных исследований, можно отметить, что тяжелые металлы оказывали сильное влияние на процесс прорастания семян. Изученные семена и плоды обладали определенной металлоустойчивостью, при этом лишь наиболее высокие концентрации ТМ существенно замедляли или блокировали процесс прорастания. На основании полученных данных был составлен сравнительный ряд металлоустойчивости семян и плодов многолетних травянистых растений (табл. 1).

**Таблица 1 – Металлоустойчивость семян и плодов многолетних травянистых растений**

Металлы	Металлоустойчивость семян и плодов
Cu, Cd, Zn	клевер луговой > клевер ползучий > тимopheевка луговая > ежа сборная > овсяница луговая > мятлик луговой
Pb	клевер луговой > клевер ползучий > ежа сборная > тимopheевка луговая > овсяница луговая > мятлик луговой

Таким образом, поддержание относительного постоянства физиологических показателей семян и нераскрывающихся плодов является одним из важнейших условий латентного периода онтогенеза и играет важную роль в нормальном прорастании семян и плодов и в развитии устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.

#### **Глава 4. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПОВ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ**

**Влияние избытка цинка на ростовые процессы и ионный обмен овса посевного на начальных этапах онтогенеза.** Тяжелые металлы являются одним из наиболее опасных загрязнителей окружающей среды вследствие их цитотоксичного, мутагенного и канцерогенного действия на живые организмы (Титов и др., 2007). В настоящее время активно ведутся работы по изучению устойчивости к тяжелым металлам дикорастущих растений и сельскохозяйственных культур (Лянгузова, 1999; Серегин, Иванов, 2001; Иванов и др., 2003; Титов и др., 2003; Серегин, Кожевникова, 2008; Krupa, Baszynsky, 1995).

В данной главе представлены результаты изучения действия избытка цинка (60 мг/л) методом водных культур на процессы роста и развития однолетних растений. В процессе роста (начальные этапы онтогенеза) овса посевного на растворах с избытком цинка развивалась весьма сложная картина структурно-функциональных изменений. Фитотоксическое действие цинка нарастало при увеличении сроков экспозиции растений *A. sativa* на растворах с избытком цинка. Избыток цинка в среде роста ускорял протекание этапов

прегенеративного (p, j, im) периода онтогенеза, что проявлялось в более быстрой смене онтогенетических состояний. При проведении эксперимента методом водных культур наблюдалось выпадение  $v$ ,  $g_1$  и  $g_2$  – состояний, т.е. овес посевной не реализовывал полную программу своего индивидуального развития.

Тяжелые металлы поступают в растение главным образом через корневую систему, поэтому токсическое действие этих элементов четко видно по ингибированию роста корня, что широко используется для тестирования их присутствия в окружающей среде. У проростков овса посевного происходило значительное угнетение роста корневой системы (1 фаза цинкового токсикоза), а после смены питательных растворов (4-е сутки) происходила почти полная остановка роста корней (рис. 6А). В целом длина корней овса посевного при избытке цинка в среде к концу наблюдений (7 суток) составила лишь 50% от длины корней контрольных растений.

Изучение динамики поглощения цинка из питательных растворов показало, что в контрольном варианте в течение всех дней эксперимента (1-7 суток) наблюдалось увеличение поглощения цинка по мере роста растений. В вариантах с избытком цинка характер его поглощения растениями овса был иным (рис. 6Б). Сразу же после высаживания растений на растворы с избытком цинка наблюдалось интенсивное поглощение этого иона ( $18,5 \text{ мкг} \cdot \text{сут.}^{-1}$  в пересчете на одно растение), что составило 27% от общего поглощения. В последующие сутки наблюдений (вплоть до 4-х) скорость поглощения цинка замедлялась, однако к пятому дню выращивания и вплоть до седьмых суток наблюдения поглощение цинка увеличивалось. Этот подъем в поглощении цинка объясняется, по-видимому, пересадкой растений на новые питательные растворы, которую проводили на четвертые сутки роста. За весь период наблюдений из питательного раствора одним растением было поглощено 68 мкг цинка.

Степень устойчивости растений к различным факторам минерального стресса определяется главным образом особенностями клеточных мембран, их способностью функционировать в неблагоприятных условиях. Т.В. Чирковой (2002) показано, что одним из ранних и неспецифических ответов растительной клетки на повышенные концентрации тяжелых металлов в среде роста является изменение мембранной проницаемости. Следовательно, можно полагать, что изменение структурно-функционального состояния мембран клеток лежит в основе механизма повреждения растений тяжелыми металлами. В ходе работы было показано, что в первую фазу цинкового токсикоза изменения в скорости выхода электролитов отсутствовали (рис. 6В). Однако к 5-м суткам, после того как происходила смена растворов, и вводились новые дозы цинка в среду выращивания, у растений, произраставших при избытке цинка, проявились необратимые изменения мембранной проницаемости в корнях (около 25%). Так, к этому времени снизилась скорость выхода электролитов из тканей корней, которая постепенно нарастала, и к 7-м суткам экспозиции растений на высоких дозах цинка мембранная проницаемость для электролитов возросла по сравнению с контролем почти на 20%.

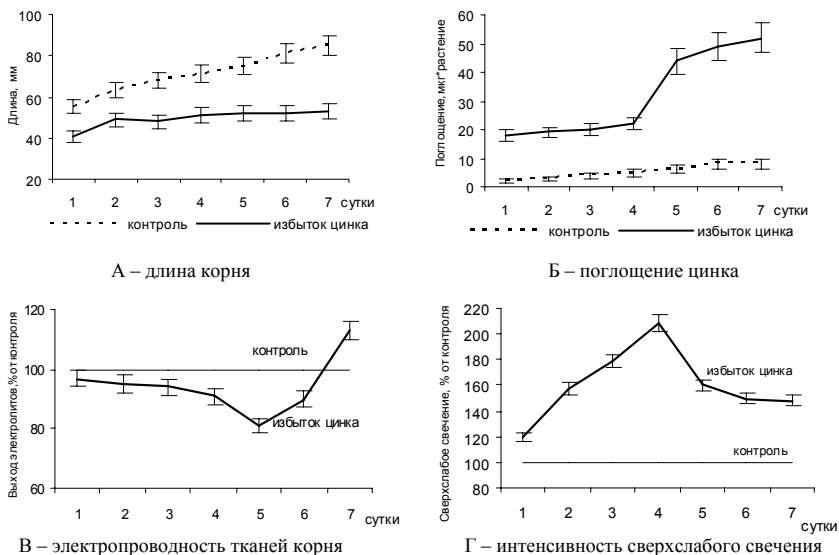


Рис. 6. Изменение некоторых физиологических показателей в динамике нарастания цинкового токсикоза

По мере нарастания цинкового токсикоза происходило усиление свободнорадикальных процессов в клетке, на 4 сутки роста на растворах с избытком цинка интенсивность сверхслабого свечения (ССС) была в 2,1 раза выше по сравнению с контрольными растениями. В процессе дальнейшего роста растений наблюдалось некоторое снижение интенсивности ССС, тем не менее, в корнях опытных растений интенсивность сверхслабого свечения была в 1,5 раза выше контрольных растений (рис. 6Г). Это говорит об изменениях в липидном компоненте клеточных мембран.

Обнаруженные нами изменения в функционировании клеточных мембран в I фазу цинкового токсикоза обратимы, что свидетельствовало об отсутствии нарушений в структуре плазматической мембраны. Во II фазу цинкового токсикоза (рис. 6А, Б) происходила полная остановка роста корней, наблюдалось интенсивное поступление цинка и накопление его в органах растений.

Возможно, это, обусловлено нарушением механизма активного транспорта ионов через клеточную мембрану, что может быть следствием деструкции мембран. О структурно-функциональных нарушениях клеточных мембран во вторую фазу цинкового токсикоза свидетельствовали изменения их мембранной проницаемости, которые проявлялись сначала в снижении, а затем в усилении экзосмоса ионов в корнях, а также отмечалось усиление интенсивности сверхслабого свечения (рис. 6В, Г). Полученные результаты говорят о качественных изменениях, происходящих в плазматической мембране корней при увеличении сроков экспозиции растений на растворах с избытком цинка.

**Изменение дыхательного метаболизма на начальных этапах индивидуального развития растений *A. sativa* в условиях избытка цинка.** При изу-



чении особенностей функционирования электрон-транспортной цепи дыхания растений, выросших в условиях избытка цинка, нами был использован ингибиторный анализ. Под влиянием амитала натрия (ингибитор первого комплекса дыхательной цепи) скорость поглощения кислорода корнями растений овса посевного контрольного и опытного вариантов снизилась в среднем на 16% (табл. 2). Антимисин А сильнее ингибировал дыхание корней контрольного варианта, чем опытного. Скорость поглощения кислорода в первом варианте опыта снизилась под влиянием ингибитора на 23%, а во втором варианте – на 12%. Аналогичные результаты были получены нами ранее на выделенных митохондриях (Аксенова, Воскресенская, 1987).

**Таблица 2 – Влияние ингибиторов ЭТЦ на интенсивность дыхания корней овса посевного,  $\text{мкМ} \cdot \text{О}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$  сухой массы**

Ингибиторы	Контроль	% подавления дыхания	Избыток цинка	% подавления дыхания
Амитал натрия, $1 \cdot 10^{-3}$ М	186,3 $\pm$ 9,7	16,0 $\pm$ 0,8	166,3 $\pm$ 19,8	17,0 $\pm$ 0,9
Антимисин А, $4 \cdot 10^{-5}$ М	170,1 $\pm$ 16,2	23,0 $\pm$ 1,1	184,8 $\pm$ 5,3	12,0 $\pm$ 0,8
Цианид калия, $2 \cdot 10^{-3}$ М	50,2 $\pm$ 8,1	77,0 $\pm$ 2,8	116,1 $\pm$ 5,5	37,0 $\pm$ 1,6

К ингибиторам металлсодержащих оксидаз относится цианид, который обладает способностью блокировать цитохромоксидазу, изменяя соотношение железа от низкоспинового к высокоспиновому с образованием необычайно устойчивого комплекса (Гордон, 1976; Странер, 1983). В корнях растений овса посевного, выросших при нормальных условиях минерального питания, большая часть дыхания подавлялась цианидом и оставалось 23% дыхания устойчивого к действию цианида (табл. 2).

В ходе дальнейшей работы были проведены наблюдения за динамикой цианидрезистентного дыхания на начальных этапах онтогенеза растений (рис. 7А). Так, в корнях проростков овса посевного перед высадкой на питательные растворы обнаружилась высокая скорость нечувствительного к цианиду дыхания, составляющая около 70%. По мере роста растений в контрольном варианте доля неподавляемого цианидом дыхания постепенно уменьшилась, и у 7 – дневных корней она составила уже около 25%.

Следовательно, на начальных этапах роста растений *A. sativa* в нормальных условиях минерального питания вклад основного и цианидрезистентного пути транспорта электронов в общий дыхательный процесс не остается постоянным. В процессе прорастания зерновок и на начальных этапах онтогенеза (проростки) основной вклад в общий дыхательный метаболизм вносит цианидрезистентный путь дыхания. По мере дальнейшего роста растений (ювенильное состояние) доля дыхания, не подавляемого цианидом, падает, а уровень цитохромного пути возрастает. На заключительном этапе наблюдений у корней функционирует в основном цитохромный путь дыхания.

При выращивании растений на растворах с избытком цинка чувствительность дыхания к цианиду в течение первых трех суток роста не отличалась от контроля (рис. 7А). Однако уже на четвертые сутки выращивания растений на избыточных дозах цинка, особенно после смены растворов, скорость нечувствительного к цианиду дыхания возросла почти на 20% и практически сохра-

нилась на этом уровне до конца наблюдений, составив более 70% у растений, произраставших 7 суток на растворах с избытком цинка.

Результаты работы (рис. 7Б), проведенной с бензгидроксамовой кислотой (БГК), ингибитором альтернативной оксидазы, показали высокий уровень альтернативного пути дыхания в корнях цинк – токсичных растений на протяжении всего периода наблюдений: от высадки растений на растворы с избытком цинка до 7 суток роста на них (около 50%). В корнях растений контрольного варианта в первые 4 суток роста уровень альтернативного дыхания составил 45%. В процессе дальнейших наблюдений процент подавления дыхания бензгидроксамовой кислотой падал и к 7 суткам роста на питательных растворах составил всего 10%. Следовательно, происходило снижение уровня альтернативного дыхания при увеличении сроков выращивания *A. sativa* в нормальных условиях минерального питания.

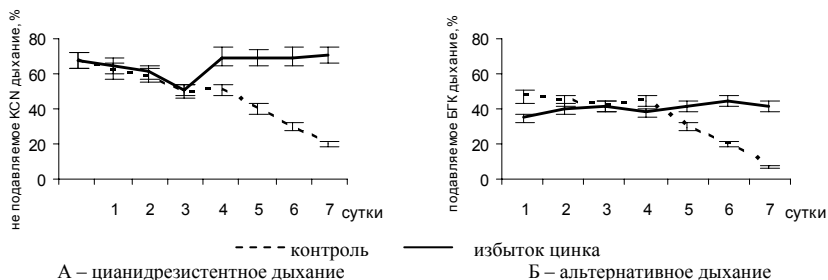


Рис. 7. Динамика изменения уровня цианидрезистентного и альтернативного дыхания на начальных этапах онтогенеза *A. sativa*, (% от контроля)

Таким образом, в корнях овса посевного по мере нарастания цинкового токсикоза процент не подавляемого цианидом дыхания увеличивался, разница в доле цианидрезистентного дыхания в корнях цинк-токсичных растений по сравнению с контрольными растениями в конце срока наблюдений составила более 50%.

**Влияние избытка цинка на энергетический обмен *A. sativa* на начальных этапах онтогенеза.** Избыток цинка приводит к значительному активированию альтернативного пути транспорта электронов, который считается энергетически мало эффективным. Поэтому представляло интерес рассмотрение особенностей энергетического обмена растений овса, выращенных в условиях избытка цинка. В работе с экзогенной АТФ, меченной по углероду, были проведены наблюдения за поступлением АТФ- $C^{14}$  через корневую систему и накоплением ее в различных органах растений. Результаты работы показали (рис. 8), что в контрольном варианте отмечались следующие закономерности: основная масса изотопа накапливалась в корнях, значительно меньше в стебле и листьях (почти в 6 раз).

В вариантах с избытком цинка происходило более интенсивное поглощение экзогенной АТФ- $C^{14}$  всеми исследуемыми органами растений. Так, второй лист содержал изотопа в 3,5 раза больше, чем аналогичный лист контрольного варианта; стебель содержал АТФ- $C^{14}$  в 1,4 раза больше, чем в контроле. Основная часть меченной по углероду АТФ (более 70%) находилась

в обоих вариантах опыта в корнях – местах контакта корней с изотопом. Известно, что АТФ плохо поступает в растения, часть ее аккумулируется в корнях в неизменной форме, другая часть взаимодействует с мембраной, изменяя ее структуру, нарушая тем самым деятельность локализованного в ней аппарата активного поглощения ионов.

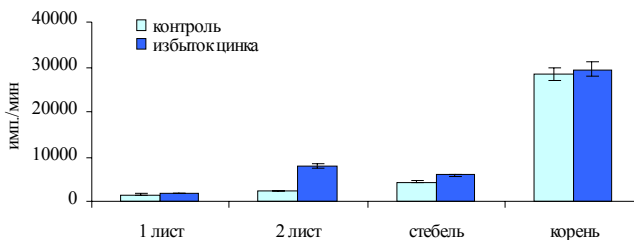


Рис. 8. Накопление АТФ–С<sup>14</sup> в органах растений овса, произрастающих при избытке цинка, имп.·мин<sup>-1</sup>

Таким образом, в динамике нарастания цинкового токсикоза наблюдались структурно-функциональные нарушения клеточных мембран, изменения в интенсивности и направленности потока электронов по основному цитохромному и альтернативному цианидрезистентному пути дыхания. Одновременно снижалось содержание макроэргического фосфора, при этом в значительной степени поглощался экзогенный АТФ–С<sup>14</sup>.

## Глава 5. СОДЕРЖАНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ У РАСТЕНИЙ РАЗНОГО ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В связи с возрастающим антропогенным воздействием на окружающую среду проблема ее загрязнения тяжелыми металлами становится все более актуальной. В научной литературе детально рассмотрены экологическая и геохимическая характеристики тяжелых металлов (Школьник, 1974; Ковда, 1985; Алексеев, 1987; Ильин, 1991), источники их поступления в окружающую природную среду (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989), особенности миграции и аккумуляции в почвах в зависимости от природных и техногенных факторов (Алексеев, 1990; Глазовская, 1992), химический состав растений и место в нем тяжелых металлов (Виноградов, 1957; Ковалевский, 1969; Бойченко, 1986; Foy, 1978, 1983), принципы экологического нормирования содержания тяжелых металлов в почвах и растениях (Ковальский, 1974; Израэль, 1984; Протасова и др., 1992; Прохорова, 1996; Матвеев и др., 1997; Экология ..., 2007).

**Изменение содержания тяжелых металлов и особенности их накопления в онтогенезе растений в условиях городской среды.** У многолетних травянистых растений (подорожника большого, клевера лугового, ежи сборной, овсяницы луговой) в онтогенезе изучалось содержание, накопление и передвижение тяжелых металлов – свинца, кадмия, меди и цинка.

Анализируя накопление *свинца* в различных онтогенетических состояниях подорожника большого, следует отметить, что в лесопарковой зоне содержа-

ние данного тяжелого металла на начальных этапах онтогенеза (ювенильные и имматурные особи) не было обнаружено (рис. 9). По мере дальнейшего роста растений содержание свинца повышалось незначительно, как в листьях, так и в корнях исследуемых растений. Анализируя генеративные растения *P. major*, произраставшие в промышленной зоне города, следует отметить, что содержание свинца в листьях было в 10, а в корнях – в 6 раз больше, чем у растений контрольного варианта. Для характеристики процессов передвижения свинца химических элементов использовали коэффициент передвижения (Кп) (Ковалевский, 1969), равный отношению элементов в листьях к таковому в корнях. Коэффициент передвижения у растений подорожника большого контрольного варианта был меньше 1 (Кп = 0,41–0,63).

Основное количество кадмия (рис. 9) во всех онтогенетических состояниях подорожника большого, как и ранее рассмотренного свинца, содержалось в корнях. По мере старения особей подорожника большого отмечается увеличение содержания кадмия, наиболее высокие показатели характерны для растений генеративного периода онтогенеза. Содержание кадмия в корнях растений подорожника большого в генеративном периоде было больше единицы ( $1,2 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ ). Разница между онтогенетическими состояниями этого периода онтогенеза ( $g_1$ ,  $g_2$ ) статистически незначима ( $p > 0,05$ ). Эти результаты находились в диапазоне нижних значений ПДК ( $1\text{--}6 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ ).

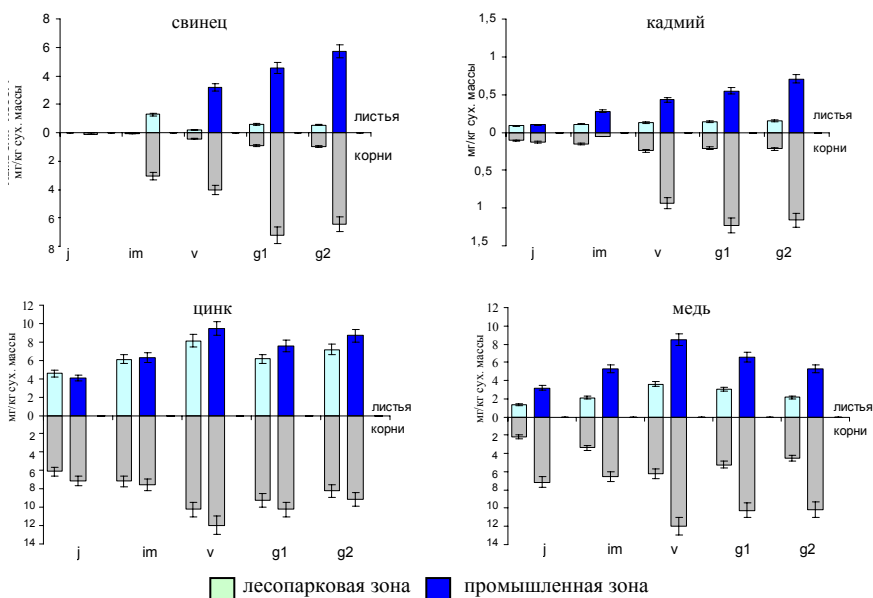


Рис. 9. Изменение содержания тяжелых металлов в процессе роста и развития подорожника большого,  $\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1}$  сухой массы,  $p < 0,05$

Статистический анализ результатов исследования показал, что содержание данного элемента в растениях, произрастающих в промышленной зоне города, достоверно выше, чем у растений лесопарковой зоны. Так, содержание кадмия в надземных частях растений подорожника большого в промышленной зоне в среднем в 4,3 и корнях в 5,3 раза было больше, чем в аналогичных органах данного растения контрольного варианта ( $p < 0,05$ ).

Содержание *цинка* в листьях и корнях *P. major* во всех онтогенетических состояниях как в условно чистой, так и в загрязненной зоне города было примерно равным и находилось в пределах от 6 до 10 мг·кг<sup>-1</sup> (рис. 9). Наблюдалась некоторая тенденция увеличения содержания цинка у виргинильных растений с последующим снижением к генеративному периоду. ПДК цинка для растений находилось на уровне 150-300 мг·кг<sup>-1</sup> сухого вещества (Sauerbeck, 1982; Лукин, Николаев, 1993). Полученные нами результаты показывают, что содержание цинка даже в загрязненном районе города находится в пределах физиологической нормы.

Изменение содержания *меди* в растениях *P. major*, произраставших в условиях г. Йошкар-Олы, характеризовалось одновершинной кривой с пиком в виргинильном состоянии (рис. 9). Такая закономерность наблюдалась как у растений, произрастающих в лесопарковой зоне, так и в загрязненных районах города. Основная концентрация меди была отмечена в корнях и составила от 60 до 80%. Содержание меди в растениях *P. major*, произраставшего в промышленном районе города, было в 2,2 раза выше, чем у растений лесопарковой зоны в среднем на онтогенетическую группу.

**Особенности накопления и передвижения тяжелых металлов по растениям и специфика их круговорота в условиях антропогенного загрязнения.** Изучение химического состава растений необходимо для уточнения биогенной миграции элементов. Для характеристики данного процесса в системе «почва – растение» большое значение имеет оценка интенсивности вовлечения изучаемых металлов в биологический круговорот.

Корневое поступление элементов из почвы определяли с помощью предложенного Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1959) коэффициента накопления (Кн), который выражает отношение содержания элемента в корнях к таковому в почвах. Так, по способности к накоплению меди и цинка исследуемые виды можно расположить в следующий убывающий ряд: клевер луговой → ежа сборная → овсяница луговая, т.е. большей способностью накапливать тяжелые металлы в корнях обладает клевер луговой.

Коэффициент биоаккумуляции (Кн) для цинка у *T. pratense* в средневозрастном генеративном и субсенильном состояниях во всех местообитаниях был выше 1, что означает сильное биологическое поглощение данного элемента растениями из почвы (рис. 10А).

Разницу в содержании металлов (Zn, Cu) у исследуемого вида можно объяснить неодинаковой подвижностью их в почвах, а, следовательно, различной доступностью и способностью растений поглощать разные тяжелые металлы (Ильин, 1991).

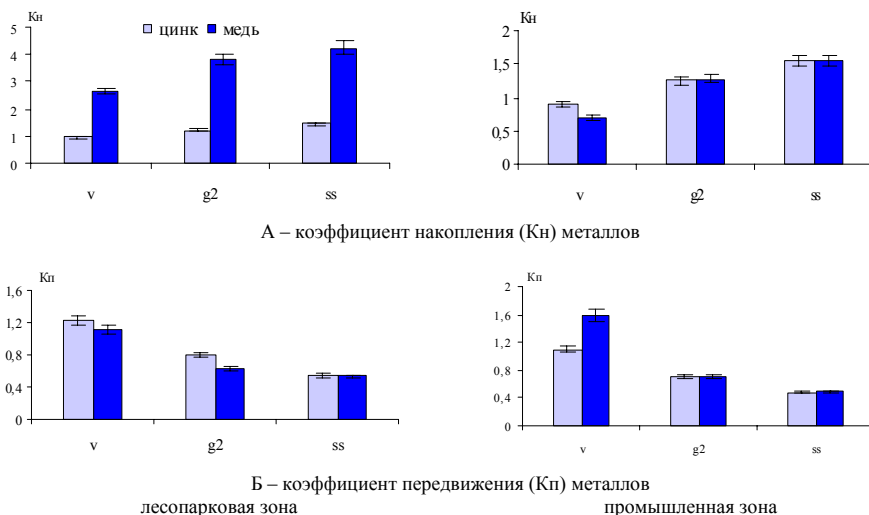


Рис. 10. Оценка процессов накопления и передвижения металлов в общей фитомассе клевера лугового на разных этапах онтогенеза,  $p < 0,05$

У виргинильных растений клевера лугового медь интенсивнее накапливалась в надземных органах в промышленной зоне города ( $K_n=1,6$ ). С переходом особей *T. pratense* в генеративное состояние происходило увеличение содержания тяжелых металлов в корнях также и в загрязненном районе, однако у субсенильных особей концентрация изученных элементов в корнях несколько снижалась (рис. 10Б).

Изучение особенностей аккумуляции тяжелых металлов, накопления и передвижения по корням и листьям растений дает возможность описать круговороты данного элемента. С учетом онтогенетической структуры популяций исследуемых видов определялась динамика содержания химических элементов в биомассе каждой онтогенетической группы особей в различных условиях местообитания. На основе демографических показателей (биомасса, плотность) групп особей разного биологического возраста определяли биоаккумулятивные способности ценопопуляций вида в целом.

В загрязненной зоне максимальным значением аккумулятивной способности по отношению к цинку обладали средневозрастные генеративные особи клевера лугового (рис. 11). В биомассе виргинильных и субсенильных растений *T. pratense* накапливалось цинка в 3,3-3,6 раз меньше, чем у генеративных растений ( $p < 0,05$ ).

В целом ценопопуляции клевера лугового аккумулировали от 0,02 до 0,44  $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$  цинка и от 0,005 до 0,12  $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$  меди в биомассе надземных и подземных органов. Таким образом, средневозрастные генеративные особи клевера лугового обладали наибольшей аккумулирующей способностью по отношению к цинку и меди в вегетативных органах.

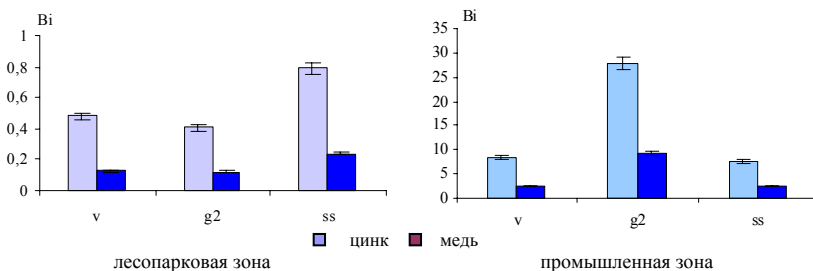


Рис. 11. Содержание цинка и меди в общей фитомассе клевера лугового на разных этапах онтогенеза, мг·онт.гр.<sup>-1</sup>,  $p < 0,05$

Результаты работы показали, что концентрирующая способность растений по отношению к тяжелым металлам зависела от видовых особенностей и биологического возраста растений. По мере усиления загрязненности среды обитания (промышленные районы города) увеличилось суммарное содержание тяжелых металлов, изменилось их соотношение в листьях и корнях исследуемых растений (подорожник большой, клевер луговой, ежа сборная, овсяница луговая). Накопление Pb, Cd, Zn и Cu вегетативными органами многолетних травянистых растений в условиях города возрастало в экологическом ряду местообитаний, отражающем увеличение уровня антропогенного загрязнения.

#### Глава 6. ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА У РАСТЕНИЙ РАЗНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

**Изменение содержания элементов минерального питания в онтогенезе однолетних растений, особенности круговорота и распределения по онтогенетическим группам.** Химический состав растений в процессе индивидуального развития амаранта багряного не остается постоянным. Рассматривая характер поглощения питательных веществ, необходимо отметить, что амарант багряный в достаточно высокой степени поглощал и накапливал калий на ранних этапах онтогенеза, в листьях ювенильных растений содержание калия было равно  $35,6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  (табл. 3). По-видимому, критический период в снабжении калием приходился на ранние этапы роста растений. В дальнейшем при возникновении новых органов и функций у *A. cruentus* происходило снижение содержания калия и его невысокий уровень наблюдался в молодом генеративном состоянии ( $18,1 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) ( $p < 0,05$ ).

Содержание азота в органах растений амаранта багряного колебалось от  $25,5$  до  $48,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ . Растения амаранта багряного в прегенеративный период накапливали максимальное количество азотистых соединений в молодых органах, и, прежде всего в листьях. В растениях четко проявлялась возрастная зависимость содержания общего азота: в процессе старения растений содержание азота неуклонно снижалось как в листьях, так и в корнях.

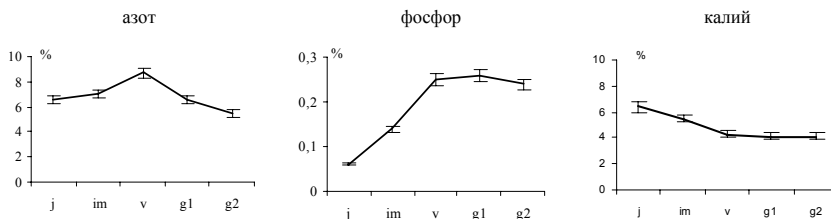
На начальных этапах онтогенеза (j) отмечалось невысокое содержание фосфора в органах амаранта багряного, которое составило в листьях  $0,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ . По мере роста и развития растений содержание фосфора постепенно увеличивалось, достигая максимальных значений в листьях молодых генеративных растений ( $1,4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) (табл. 3).

**Таблица 3 – Изменение содержания азота, фосфора, калия в онтогенезе *A. cruentus*, мг·г<sup>-1</sup> сухой массы,  $p < 0,05$**

Макро-элемент	Онтогенетическое состояние растений				
	Ювениль-ное (j)	Имматурное (im)	Виргинильное (v)	Молодое гене-ративное (g <sub>1</sub> )	Средневозраст-ное гене-ративное (g <sub>2</sub> )
листья					
калий	35,6±1,32	28,1±1,71	25,1±0,95	18,1±0,76	20,7±0,54
азот	35,7±0,82	38,1±0,81	48,3±1,24	38,1±0,83	29,7±1,02
фосфор	0,48±0,06	0,88±0,07	1,31±0,06	1,39±0,08	1,31±0,07
корни					
калий	28,7±1,34	27,1±1,05	18,2±0,95	23,2±0,78	20,5±1,02
азот	28,7±0,63	32,1±0,94	39,2±0,82	28,2±0,73	25,5±0,73
фосфор	0,16±0,01	0,54±0,03	1,21±0,02	1,17±0,02	1,05±0,04

Поглощение минеральных веществ в течение онтогенеза определяется биологическими особенностями растения. Начальный период онтогенеза амаранта багряного характеризуется высоким содержанием калия, азота и низким – фосфора во всех исследуемых органах растений. В ходе онтогенеза амаранта багряного содержание общего фосфора увеличивается, а содержание калия уменьшается. По содержанию основных элементов минерального питания у ювенильных особей амаранта багряного можно построить следующий убывающий ряд: калий=азот>фосфор. Виргинильные особи исследуемого вида накапливают больше всего азота, генеративные особи характеризуются уменьшением содержания калия и азота, как в листьях, так и в корнях *A. cruentus*.

Особь разных онтогенетических групп вносили определенный вклад в аккумуляцию химических элементов. У амаранта багряного в онтогенезе наблюдалось постепенное аккумулирование азота (с 2,2 до 373,2), фосфора (с 0,02 до 15,9) и калия (с 2,2 до 278,6 грамм на онтогенетическую группу). При этом доля содержания азота в фитомассе виргинильных растений была самой высокой (8,5%) (рис. 12). У виргинильных и генеративных особей наблюдалось увеличение аккумуляции фосфора. Группа молодых генеративных растений максимально накапливала фосфор (0,3%); в дальнейшем растения (g<sub>2</sub>-состояние) интенсивно использовали его, вовлекая в различные метаболические процессы. Одновременно отмечалось некоторое снижение содержания калия в процессе онтогенеза *A. cruentus* с 6,4% у ювенильных особей до 4,3% у виргинильных и генеративных (4,1%) растений.



**Рис. 12. Доля содержания основных макроэлементов в фитомассе онтогенетических групп особей амаранта багряного, %**



Для характеристики биологического круговорота макроэлементов используют показатель емкости биологического круговорота, выражающейся количеством азота и зольных элементов, находящихся в составе фитомассы ( $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$ ). Емкость биологического круговорота при участии ювенильных и имматурных особей имела минимальные значения (1%). При участии виргинильных растений емкость биологического круговорота увеличилась в 2 раза. Основная роль в круговороте макроэлементов принадлежала g<sub>1</sub>- и g<sub>2</sub>-особям амаранта багряного, в ценопопуляции на их долю приходилось 14 и 82% (рис. 13).



Онтогенез *Amaranthus cruentus* L.  
(Жукова и др., 2000)

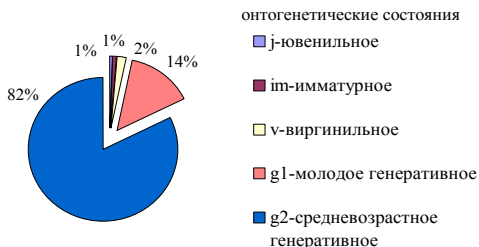


Рис. 13. Доля онтогенетических групп *A. cruentus* в биологическом круговороте макроэлементов, %

Таким образом, особи разных онтогенетических групп вносят специфический вклад в биогенные круговороты макроэлементов. Емкость круговорота азота и зольных элементов зависит от скорости поглощения, реутилизации ионов и биологического возраста *A. cruentus*. Чем быстрее реализуется программа онтогенеза вида, тем интенсивнее элементы минерального питания поглощаются корнем, транспортируются в зоны роста и включаются в метаболизм.

## Глава 7. ИЗМЕНЕНИЕ ВОДНОГО ОБМЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению водного обмена растений, в том числе особенностей водного режима растений, произрастающих в различных экологических условиях (Алексеев, 1948, 1971; Самуилов, 1972; Гусев, 1974; Сулейманов, 1974; Пахомова, 1980; Горшкова и др., 1982; Яблокова, 1982; Бобровская, 1991; Касьянова, 2004; Хохлова и др., 2004; Шереметьев, 2005; Catsky, 1962; Garnier, 1994; Johnson, 1996; Tomos, 1999; Steudle, 2001), многие аспекты этого процесса у растений различных жизненных форм остаются еще недостаточно изученными. Данных об изменении параметров водного обмена у различных видов растений в процессе индивидуального развития также недостаточно.

**Особенности водного режима в онтогенезе однолетних растений.** Содержание воды в листьях является часто используемым показателем для характеристики водного режима растений в различных условиях произрастания. В ходе онтогенеза однолетних растений показатели водного режима растений

не остаются постоянными. Так, в листьях календулы лекарственной на протяжении всего онтогенеза отмечаются колебания в содержании воды от 82 до 92%.

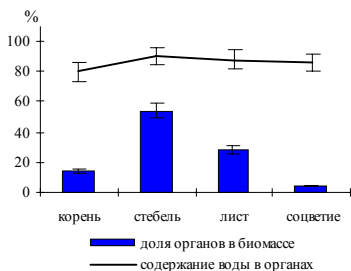
В листьях амаранта багряного содержание общей воды на разных этапах онтогенеза находилось в интервале от 75 до 80%. Суммарное содержание воды у амаранта багряного было несколько ниже, чем у календулы лекарственной. В расчете на одно онтогенетическое состояние содержание общей воды у ювенильных, имматурных и виргинильных особей календулы лекарственной было выше на 7%, в  $g_1$ -состоянии – на 4% и  $g_2$ -состоянии – на 13%, чем у растений амаранта багряного в аналогичных онтогенетических состояниях.

Стебель амаранта багряного, занимая в общей биомассе растения 54%, является главным резервуаром-накопителем воды (90%). Это позволяет стеблю играть роль буфера в напряженных метеоусловиях и тем самым поддерживать водный запас в ассимилирующих органах (листьях), вероятно перераспределяя его в растении. Доля органов в биомассе амаранта багряного в средневозрастном генеративном состоянии имеет следующую закономерность: биомасса стебля в 2 раза больше, чем масса листьев; в 4 раза больше, чем масса корней; в 13 раз больше, чем масса соцветий (рис. 14А).

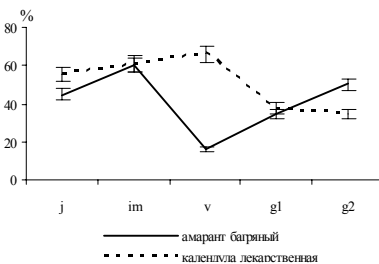
Изучение содержания общего количества воды в онтогенезе растений еще не раскрывает глубину протекающих в них физиологических процессов. Более информативным в этом плане является фракционный состав воды. Известно, что от содержания свободной воды зависит интенсивность протекания метаболических процессов, а от содержания связанной воды – устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды (Сулейманов, 1974).

В онтогенезе амаранта багряного (листья) в содержании фракции связанной воды можно выделить два максимума, которые приходились на имматурное и генеративное состояния (рис. 14Б). Следует обратить внимание на значительное снижение содержания связанной воды в виргинильном состоянии в листьях амаранта багряного.

Возможно, это объясняется тем, что этот период онтогенеза характеризуется интенсивным ростом и значительным увеличением биомассы. Поэтому с высокой скоростью идут физиологические процессы, в которых участвует свободная вода, и соответственно доля связанной воды значительно снижается.



А – содержание воды в органах амаранта багряного



Б – содержание связанной воды

Рис. 14. Изменение содержания воды у однолетних растений,  $p < 0,05$

В листьях календулы лекарственной содержание фракции связанной воды достигает максимального значения в имматурном и виргинильном состояниях (более 50%). Высокое содержание данной фракции воды в прегенеративном периоде онтогенеза определяет, как и в случае с амарантом багряным, устойчивость молодых растений к неблагоприятным факторам среды.

Транспирация – наиболее важный фактор водного режима растений, который является причиной передвижения воды по растению. У растений амаранта багряного в средневозрастном генеративном состоянии при изучении дневного хода транспирации наблюдается два пика дневных колебаний (рис. 15).

Первый – наиболее сильный приходится на 11 часов и составляет  $3,5 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ , а второй – наиболее низкий – на 17 часов ( $1,5 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ ). В интервале времени 15-16 часов наблюдается снижение (депрессия) интенсивности транспирации, которая равнялась  $0,6 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ .

Как показано в работе Л.Н. Касьяновой (2004), модель дневных изменений транспирации водообмена мезофитов характеризуется двумя максимумами. Один максимум регистрируется между 10 и 12 часами, другой – после 14 часов. Обычно после полудня максимальному выбросу влаги предшествует закономерное количественное снижение отдачи воды. В этот момент растение поправляет свой водный баланс, стремясь скомпенсировать возникший водный дефицит путем повышения осмотического давления. После 17 часов ход транспирации выравнивается, оводненность листьев приближается к утренним значениям, дефицит влаги также уменьшается.

Таким образом, изучение процессов водного режима однолетних растений свидетельствует, что интенсивность транспирации зависит от погодноклиматических условий среды. Однако амарант багряный показывает определенную степень консервативности, возможно потому, что он относится к более засухоустойчивым видам. *A. cruentus* достаточно гидростабилен, хорошо регулирует свой водный режим при дефиците воды в условиях атмосферной и почвенной засухи. Физиологическая устойчивость амаранта багряного к дефициту воды обеспечивается особенностями структуры и функций устьичного аппарата.

**Влияние условий городской среды на водный обмен многолетних травянистых растений разных онтогенетических состояний.** В условиях загрязнения среды изменение водного обмена растений имеет свою специфику. На примере клевера лугового было показано (табл. 4), что характер динамики общего содержания воды в прегенеративном, генеративном и постгенеративном периодах онтогенеза не оставался постоянным. Самое высокое значение данного показателя наблюдалось в условно чистом районе г. Йошкар-Олы (ООПТ «Сосновая роща») у средневозрастных генеративных растений клевера лугового. С увеличением антропогенной нагрузки на окружающую среду

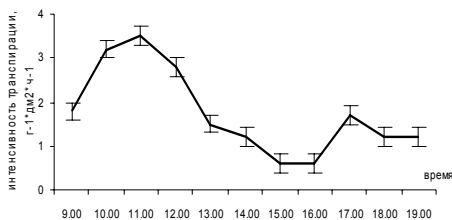


Рис. 15. Изменение дневного хода транспирации у амаранта багряного,  $p < 0,05$

имело место уменьшение содержания общей воды. В целом в промышленной зоне города содержание общей воды на всех этапах развития исследуемого вида было практически в 2 раза ниже, чем в лесопарковой зоне.

**Таблица 4 – Состояние воды в онтогенезе клевера лугового в условиях городской среды**

Содержание воды, % от сырого веса	Лесопарковая зона			Промышленная зона		
	v	g <sub>2</sub>	ss	v	g <sub>2</sub>	ss
Общая вода	78,6±0,23	88,2±0,38	83,1±0,23	42,6±0,15	50,3±0,66	45,0±0,21
Свободная вода	62,3±1,11	51,3±0,30	42,2±0,95	33,1±0,31	39,5±0,62	29,8±0,36
Связанная вода	16,3±0,64	36,9±0,54	40,9±0,87	9,5±0,05	10,8±0,25	15,2±0,61
<u>Связанная вода</u> Свободная вода	0,26	0,72	0,97	0,29	0,27	0,51

В онтогенезе клевера лугового наблюдалось снижение фракций свободной и связанной воды от виргинильных к субсенильным растениям по мере усиления загрязнения окружающей среды. Если в целом содержание свободной воды у растений в промышленной зоне города уменьшилось почти в 2 раза, то фракция связанной воды снизилась в 2,0-3,4 раза. По показателю отношения доли связанной воды к доле свободной онтогенетические состояния клевера лугового в лесопарковой зоне можно расположить в следующий возрастающий ряд:  $v \rightarrow g_2 \rightarrow ss$ . В промышленной зоне данный параметр был намного ниже, чем в контрольном районе исследований.

Кроме того, общая оводненность тканей  $g_2$ -особей ежи сборной и овсяницы луговой была меньше в 1,3 раза. Суммарное содержание воды у исследуемых растений, находящихся в виргинильном и субсенильном состояниях, в лесопарковой зоне было несколько пониженным по сравнению с генеративными особями. Субсенильные растения характеризовались более высокими значениями содержания общей воды, чем виргинильные особи. У овсяницы луговой и ежи сборной в онтогенезе по мере усиления техногенной нагрузки содержание свободной воды снижалось, а связанной – увеличивалось. При этом количество свободной воды по сравнению с контролем у овсяницы луговой уменьшилось в 2 раза, а у ежи сборной – в 1,5-2 раза во всех онтогенетических состояниях.

Таким образом, в ходе исследований было установлено, что растения, произрастающие в городской среде, испытывают отрицательное воздействие комплекса загрязняющих веществ, которое влечет за собой изменение водного режима. Это проявляется в снижении общей оводненности тканей, в изменении интенсивности транспирации и соотношения свободной и связанной воды в сторону увеличения содержания наиболее упорядоченных форм, что, в свою очередь, приводит к уменьшению водоотдачи и способствует сохранению выровненного водного баланса растений при действии неблагоприятных факторов среды.

**Некоторые аспекты водообмена древесных растений (на примере туи западной) в урбоэкосистеме.** Водный режим деревьев значительно отличается от режима травянистых растений. Деревья имеют обширную испаряющую поверхность и длинный путь воды от корней к листьям, они постоянно испытывают дефицит насыщенности атмосферы водяными парами.

Результаты работы по определению содержания общей воды в тканях побегов особой туи западной в сезонной динамике показали (рис. 16), что в апреле содержание общей воды составило 53-61,5%, при этом максимальная оводненность тканей была характерна для растений из контрольного местообитания. В мае статистически значимых различий по данному показателю у изученных растений не было обнаружено ( $p>0,05$ ).

В июне для туи западной, произрастающей в промышленных районах города, так же как и для растений контрольного местообитания, была характерна минимальная оводненность тканей побегов. В июле у *T. occidentalis*, вне зависимости от условий произрастания, наблюдалось увеличение оводненности тканей по сравнению с июнем в 2 раза. В осенние месяцы статистически значимых различий по содержанию общей воды у растений туи западной, произрастающих в различных районах г. Йошкар-Олы, не было обнаружено. Однако в зимние месяцы отмечено снижение оводненности тканей у туи западной, произрастающей в загрязненной части города до 43%. Таким образом, изменение содержания общей воды в побегах туи западной в различных местообитаниях носило сезонный характер.

Кривая изменения содержания общей воды в побегах *T. occidentalis* имеет двухвершинный характер: первый пик отмечен в июле (летний), а второй приходится на ноябрь (осенний). Возможно, что легнее увеличение содержания общей воды объясняется тем, что в это время интенсивно идут процессы вегетации у растений и активируются физиологические процессы. Осенний пик увеличения содержания общей воды, скорее всего, связан с фазами закалывания растений, во время которых происходит образование антифризных соединений, переход воды из свободного состояния в связанное, накопление сахаров, т.е. в целом происходит подготовка растений к зимним условиям существования.

У изученных нами растений различных жизненных форм сложились специфические адаптационные возможности произрастания в изменяющейся среде. Так, амарант багряный (засухоустойчивый вид) характеризуется пониженной водоудерживающей способностью и интенсивностью транспирации. Многолетние травянистые растения клевер луговой и злаки (ежа сборная и овсяница луговая) отличаются особенностями водного обмена и имеют специфические особенности строения устьиц, при этом злаки по сравнению с бобовыми растениями менее оводнены. Характер изменений оводненности однолетников, как правило, имеет много общих черт с многолетниками. Древесное растение туя западная характеризуется особенностями морфологиче-

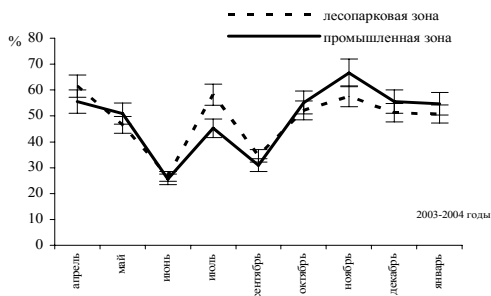


Рис. 16. Изменение содержания общей воды у туи западной в сезонной динамике

ского и анатомического строения, которые противостоят обезвоживанию, и не нуждается в регулировке водообмена через транспирацию.

Показатели водного режима растений отражают не только экологический статус видов, степень критичности условий произрастания, но и специфику онтогенетического состояния для процессов жизнедеятельности растений. Для нормального хода физиологических процессов, роста и развития необходимо оптимальное содержание воды в растении. Как при недостатке, так и при избыточном содержании воды нормальный ход физиологических процессов нарушается. Недостаток воды ускоряет старение растения, а избыток, наоборот, увеличивает длину вегетационного периода у однолетних растений, задерживает развитие организма.

#### **Глава 8. ОСОБЕННОСТИ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ**

В ряде работ показано, что изменение активности антиоксидантных систем (АОС) наблюдается в ответ на действие неблагоприятных факторов среды, таких как засуха (Zhang, 1996), засоление (Meloni, 2003), действие низкой температуры (Aroca et al., 2001), повышение концентрации тяжелых металлов в среде (Воскресенская, 1984, 1986; Wu et al., 1997; Prasad, 1999), повышенное содержание азота (Полесская, 2004) и загрязнение атмосферного воздуха (Тарабрин, Коршиков, 1990; Wings, 1990; Alscher, 1997). Однако работ, рассматривающих изменения АОС в ходе индивидуального развития растений в условиях городской среды практически нет.

**Динамика активности окислительно-восстановительных ферментов в ходе индивидуального развития однолетних растений.** Значительная роль в регуляции метаболических процессов отводится окислительно-восстановительным реакциям, связанным с деятельностью таких ферментов, как пероксидаза, каталаза, полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза и др.

В ходе онтогенеза однолетних растений календулы лекарственной и амаранта багряного была изучена динамика изменения активности фермента *пероксидазы* (КФ 1.11.1.7), одного из основных ферментов, контролирующих рост растений, их дифференциацию и развитие. У ювенильных и имматурных растений активность пероксидазы была достаточно низкой (рис. 17). Переход растений в виргинильное состояние сопровождался существенным увеличением активности фермента, в 6 раз у *A. cruentus* и в 3 раза у *C. officinalis*. В молодом генеративном состоянии активность пероксидазы вновь уменьшилась, а затем повысилась у средневозрастных генеративных растений. У амаранта багряного активность фермента пероксидазы у виргинильных особей и в генеративном периоде онтогенеза была в 3 раза выше, чем у календулы лекарственной.

Таким образом, изменение активности фермента пероксидазы у однолетних растений носило колебательный характер с ярко выраженным пиком в виргинильном состоянии и менее выраженном в  $g_2$ -состоянии.

Изучение активности другого железосодержащего фермента – *каталазы* (КФ 1.11.1.6) показало, что активность его на ранних этапах онтогенеза рас-

тений (j, im) была довольно низкой и составила у календулы лекарственной 0,1 и амаранта багряного 0,7  $\text{мкМ} \cdot \text{О}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$  (рис. 17). В виргинильном состоянии отмечалось увеличение (в 3-4 раза) активности фермента, затем наблюдалось снижение активности каталазы в g<sub>1</sub>-состоянии в 1,5-2 раза. В средневозрастном генеративном состоянии активность фермента вновь повысилась у *C. officinalis* до 1,4 и у *A. cruentus* до 2,0  $\text{мкМ} \cdot \text{О}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$ . При этом активность каталазы у амаранта багряного была в 2-3 раза выше по сравнению с активностью фермента у календулы лекарственной.

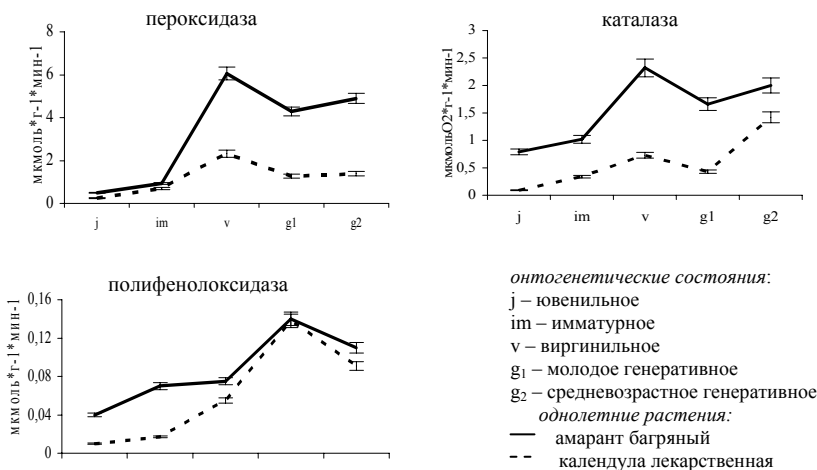


Рис. 17. Изменение активности ферментов в онтогенезе однолетних растений

Большой интерес представляет изучение активности *полифенолоксидазы* (КФ 1.14.18.1), медьсодержащего фермента, регулирующего работу ауксина и тем самым принимающего активное участие в росте и развитии растительных организмов (рис. 17). В процессе индивидуального развития календулы лекарственной наблюдалась следующая закономерность: активность фермента полифенолоксидазы увеличивалась от имматурных растений (0,015  $\text{мкМ} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$ ) к молодому генеративному состоянию (0,14  $\text{мкМ} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$ ) со значительным падением активности фермента в средневозрастном генеративном состоянии (0,08  $\text{мкМ} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$ ). При изучении активности полифенолоксидазы у растений амаранта багряного в ходе онтогенеза наблюдалось незначительное увеличение активности фермента (в im, v состояниях – 0,07  $\text{мкМ} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$ ), максимальная активность фермента характерна для g<sub>1</sub>-особей (она составила 0,15  $\text{мкМ} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$ ).

Таким образом, в ходе работы обнаружен двухфазный характер изменения активности железосодержащих ферментов пероксидазы и каталазы в онтогенезе однолетних растений (пики активности этих ферментов отмечались в виргинильном и средневозрастном генеративном состояниях) и однофазный характер изменения активности медьсодержащего фермента полифенолокси-

дазы (пик активности, которого приходился на молодое генеративное состояние).

Возможно, в процессе онтогенеза однолетних растений происходит смена дыхательных систем: в виргинильном и средневозрастном генеративном состояниях большой вклад в дыхание вносят железосодержащие оксидазы, а при переходе от прегенеративного в генеративный период усиливается роль медьсодержащих комплексов. Изменение доли вклада в общий дыхательный метаболизм различных ферментативных комплексов, и перестройка систем дыхания имеют большое адаптационное значение.

**Изменение компонентов антиоксидантной системы на разных этапах онтогенеза многолетних травянистых растений в условиях городской среды.** В ходе онтогенеза овсяницы луговой, ежи сборной и клевера лугового наблюдалось довольно широкое изменение значений активности *пероксидазы* (рис. 18). При этом максимальная ферментативная активность обнаружена в вегетативных органах клевера лугового в средневозрастном генеративном состоянии. У виргинильных и субсенильных особей активность пероксидазы в надземной части была ниже на 30-45%, а в подземной – на 23-57% по сравнению с генеративными растениями.

Аналогичные результаты получены для *F. pratensis* и *D. glomerata*. При этом высокая активность пероксидазы наблюдалась в подземных органах ежи сборной в средневозрастном генеративном состоянии, по сравнению с листьями активность фермента в корнях была выше в 1,5 раза.

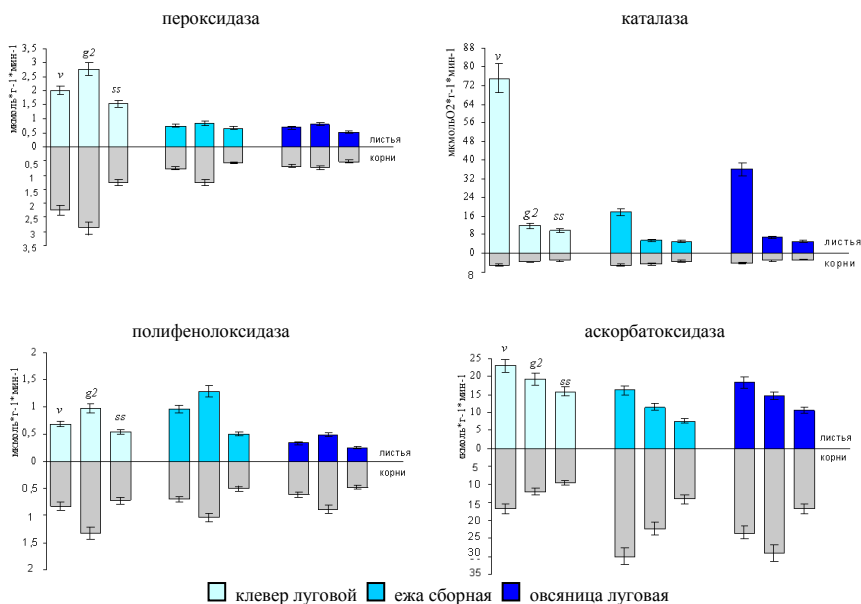


Рис. 18. Изменение активности ферментов у многолетних травянистых растений в онтогенезе



*Каталаза* играет определенную роль в процессах адаптации организма к стресс-факторам. Анализ онтогенетических состояний клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой показал (рис. 18), что растения на начальных этапах онтогенеза обладали повышенной активностью каталазы в вегетативных органах. По мере старения организмов (ss-состояние) активность фермента ослабевала. Так, в листьях растений генеративного и постгенеративного периода активность каталазы была в 3,2–7,6 раза ниже, чем у виргинильных особей.

При действии загрязнителей происходило снижение активности каталазы у исследуемых видов во всех онтогенетических состояниях. Наибольшее значение ферментативной активности отмечалось в листьях *T. pratense* в контрольной зоне у растений прегенеративного периода. Однако по мере усиления загрязнения окружающей среды (промышленная зона) активность каталазы в листьях падала и по сравнению с контролем она снизилась в 1,5 раза.

Немаловажное значение в регуляции окислительных процессов отводится ферменту *полифенолоксидазе*. В процессе развития исследуемых видов наблюдалась следующая закономерность: активность фермента полифенолоксидазы увеличивалась от прегенеративного к генеративному периоду с дальнейшим падением его активности в постгенеративном периоде (рис. 18). При этом, особи клевера лугового и овсяницы луговой характеризовались более высокой полифенолоксидазной активностью в подземных органах чем в надземных. Так, ферментативная активность в корнях виргинильных особей *T. pratense* была выше в 1,2, у средневозрастных генеративных и субсенильных растений – в 1,4 раза. Тогда как у *F. pratensis* в корнях всех онтогенетических состояний по сравнению с листьями значения данного показателя были выше в 1,9 раза.

Другой медьсодержащий фермент – *аскорбатоксидаза* (КФ 1.10.3.3) изменял свою активность, как в процессе онтогенеза, так и в зависимости от условий произрастания. Анализ онтогенетической изменчивости показал (рис. 18), что активность аскорбатоксидазы снижается по мере старения организмов ( $v \rightarrow g_2 \rightarrow ss$ ). Более высокая ферментативная активность в надземной части растений была характерна для клевера лугового во всех онтогенетических состояниях, в корнях же она была ниже в 1,4–1,8 раза. Усиление техногенной нагрузки на среду обитания вызывало снижение активности фермента в вегетативных органах всех исследованных видов.

При окислительном стрессе ферментативная защита может оказаться менее эффективной в сравнении с протекторным действием неферментативных антиоксидантов. В этих условиях повышается значение низкомолекулярных антиоксидантов. Среди неферментативных систем АОС растений нами рассматривалось содержание аскорбиновой кислоты, фенольных соединений и каротиноидов (табл. 5). В процессе онтогенеза у виргинильных, средневозрастных генеративных и субсенильных растений, произрастающих в промышленной зоне, наблюдалось уменьшение содержания витамина С, особенно у клевера лугового.

Эффективными перехватчиками радикалов являются *фенольные антиоксиданты*, имеющие в своей структуре ароматическое кольцо, которое связано

с одной или несколькими гидроксильными группами (Абрамова, 1985). В ходе исследования обнаружено, что по мере увеличения загрязнения окружающей среды происходит возрастание концентрации фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений на всех этапах онтогенетического развития. Особенно высокими параметрами отличались особи клевера лугового, у которых как в контрольной зоне, так и в районах с разной степенью загрязнения наблюдалось повышенное содержание фенольных антиоксидантов по сравнению с другими видами. При этом максимальное содержание фенольных веществ в листьях было отмечено у средневозрастных генеративных растений (табл. 5).

**Таблица 5 – Изменение содержания компонентов неферментативной АОС в онтогенезе растений в условиях городской среды**

Вид	Лесопарковая зона			Промышленная зона		
	v	g <sub>2</sub>	ss	v	g <sub>2</sub>	ss
аскорбиновая кислота, мкг·г <sup>-1</sup>						
клевер луговой	770±2,6	705±1,7	640±2,1	245±1,5	180±1,3	130±2,6
ежа сборная	625±2,5	570±3,0	375±2,0	320±2,5	275±1,5	215±2,5
овсяница луговая	655±1,7	455±1,5	315±3,2	390±1,5	330±2,0	210±2,0
фенольные соединения, мкг·г <sup>-1</sup>						
клевер луговой	602±13,0	687±21,0	654±18,0	762±28,2	833±30,0	791±24,0
ежа сборная	611±10,6	643±16,0	624±15,0	693±14,0	721±12,0	704±8,6
овсяница луговая	507±10,1	550±12,0	530±13,4	592±20,0	617±13,6	612±13,0
каротиноиды, мг·г <sup>-1</sup>						
клевер луговой	0,15±0,010	0,23±0,015	0,1±0,008	0,6±0,020	0,87±0,046	0,24±0,015
ежа сборная	0,20±0,014	0,39±0,021	0,17±0,010	0,75±0,053	0,86±0,044	0,65±0,030
овсяница луговая	0,17±0,012	0,28±0,018	0,08±0,005	0,63±0,033	0,67±0,031	0,5±0,016

К липофильным антиокислителям относятся каротиноиды, которые наиболее эффективны при тушении избыточной энергии триплетных хлорофиллов и синглетного кислорода. Уровень содержания каротиноидов увеличивался у всех видов многолетних трав по мере усиления загрязнения окружающей среды, а максимальные значения параметра наблюдались у растений, произрастающих в промышленном районе г. Йошкар-Олы. По содержанию каротиноидов многолетние травянистые растения можно расположить в следующий убывающий ряд: ежа сборная→клевер луговой→овсяница луговая. При этом генеративные особи характеризовались наибольшим содержанием каротиноидов; максимальным значением обладали особи клевера лугового и ежи сборной.

Таким образом, одним из механизмов адаптации растений к меняющейся напряженности факторов городской среды является изменение активности ряда ферментативных и неферментативных компонентов антиоксидантной защиты, полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы на разных этапах онтогенетического развития.

В ходе работы показан однофазный характер изменения активности ферментов в онтогенезе многолетних травянистых растений. Пик активности пероксидазы и полифенолоксидазы отмечался в генеративном состоянии (ли-

стья, корни), в то время как пик активности каталазы и аскорбатоксидазы в вегетативных органах приходился на виргинильное состояние. Уровень загрязнения окружающей среды оказывал воздействие на активность ферментов антиоксидантной защиты: по мере увеличения антропогенного загрязнения окружающей среды происходило усиление активности пероксидазы и полифенолоксидазы, а активность каталазы и аскорбатоксидазы падала.

При изучении активности металлосодержащих оксидаз наблюдается снижение уровня активности одних ферментов и одновременная активизация других окислительно-восстановительных систем, как в процессе индивидуального развития, так и в зависимости от условий произрастания. Это рассматривается как естественный механизм защиты от антропогенного загрязнения, направленный на сохранение чувствительных внутриклеточных компонентов.

## Глава 9. ИЗМЕНЕНИЕ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ФАКТОРОВ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

**Динамика ростовых процессов в ходе индивидуального развития однолетних растений.** Одним из первых на поливариантность индивидуального развития растений обратил внимание Д.А. Сабинин (1963), который, анализируя основные закономерности развития, отметил общую черту, свойственную всем растительным организмам, существование количественных отличий разных этапов онтогенеза. В дальнейшем была предложена классификация поливариантности онтогенеза (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1991), не затрагивающая функциональные особенности растений.

В качестве критериев роста нами были выбраны: а) высота растения; б) длина корня; в) увеличение числа органов (образование новых листьев, корней, побегов) и г) увеличение биомассы. Биометрические показатели дают возможность судить об изменении интенсивности ростовых процессов в онтогенезе растений, а также оценить динамику роста побегов. Как показали результаты работы (рис. 19), в прегенеративном периоде онтогенеза скорость роста амаранта багряного была невысокой и составила  $0,7 \text{ см}\cdot\text{сут}^{-1}$ . Затем она увеличилась, что особенно четко наблюдалось в виргинильном состоянии, при этом скорость роста составила  $2,5 \text{ см}\cdot\text{сут}^{-1}$ , в ходе дальнейшего роста растений скорость существенно снизилась (до  $1,5 \text{ см}\cdot\text{сут}^{-1}$ ).

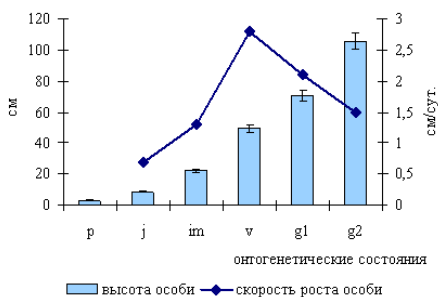


Рис. 19. Ростовые процессы главного побега амаранта багряного в онтогенезе

Высота проростков была небольшой, затем постепенно увеличивалась при переходе от одного онтогенетического состояния к другому и у v- и g1-растений соответственно составила 50 и 70 см. Величина прироста главного побега у имматурных растений была равна 10 см, у виргинильных – 30-38 см, а у молодых генеративных – 50 см. Наибольшая высота амаранта багряного наблюдалась в средневозрастном генеративном состоянии и равнялась 106 см. Это связано с окончательным формированием взрослых растений и появлением генеративных органов.

Главный корень у проростков амаранта багряного рос и развивался довольно медленно. В ювенильном состоянии происходило некоторое увеличение длины главного корня, появлялись 2-3 боковых корня. Наибольшая глубина проникновения главного корня в почву наблюдалась в средневозрастном генеративном состоянии и составила около 40 см. Соотношение надземных к подземным органам в процессе роста амаранта багряного не оставалось постоянным. На начальных этапах онтогенеза (р, j) оно равнялось 2, у имматурных и виргинильных растений 5,1 и 6,7, а далее в генеративный период онтогенеза снизилось до 2,6.

**Влияние условий городской среды на динамику ростовых процессов в онтогенезе многолетних травянистых растений.** В лесопарковой зоне при переходе растений от одного онтогенетического состояния к другому происходило постепенное увеличение высоты растений подорожника большого. Средневозрастные генеративные растения *P. major* (27,6 см) были в 6 раз выше ювенильных растений (4,6 см) (рис. 20). Каждое онтогенетическое состояние характеризовалось увеличением высоты растений на 15-33%.

Из всех изученных биометрических показателей в онтогенезе *P. major*, наблюдалось более значительное увеличение биомассы. Так, практически в 5 раз увеличилась биомасса виргинильных растений (3,9 мг) по сравнению с имматурными особями (0,8 мг). Существенное увеличение биомассы наблюдалось при переходе особей из молодого генеративного в средневозрастное генеративное состояние (в 2,5 раза).

Что касается растений, произрастающих в условиях загрязнения (рис. 20), то следует отметить, что на начальных этапах онтогенеза не наблюдалось статистически значимых отличий по высоте растений по сравнению с контрольными растениями. Однако в дальнейшем виргинильные особи отставали в росте на 40%, а средневозрастные генеративные растения были ниже на 20 %, чем растения чистых мест обитания.

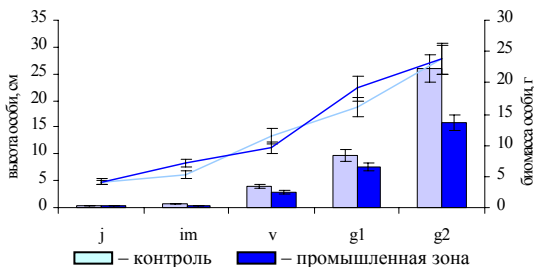


Рис. 20. Изменение высоты побега и биомассы у подорожника большого в онтогенезе

Таким образом, промышленные и автотранспортные загрязнения оказали отрицательное влияние на динамику ростовых процессов в онтогенезе подорожника большого в условиях г. Йошкар-Олы.

**Характеристика ростовых процессов на отдельных этапах онтогенеза древесных растений.** В литературе имеется очень мало сведений о физиологических процессах на ранних этапах развития хвойных. В то же время начало прегенеративного периода (этапы прорастания семян и формирования проростков) является наиболее критическим в жизни древесных растений, когда формируется первичный фотосинтетический аппарат и осуществляется переход от гетеротрофного типа питания к автотрофному. В нашей работе на ранних этапах онтогенеза в качестве важного показателя роста и развития анализировалась динамика роста эпикотилия у формирующихся проростков туи западной. Биометрические и морфометрические измерения проводились каждые 10 дней в течение 634 дней, или около 2 лет.

В связи с тем, что у древесных растений имеет место неограниченный рост, для них характерна кривая роста, состоящая из ряда S-образных участков, каждый из которых описывает рост за один год (Грин, 1996). В период наших исследований было выделено два S-образных участка кривой роста, каждый из которых состоял из четырех периодов, отличающихся по скорости роста (рис. 21).

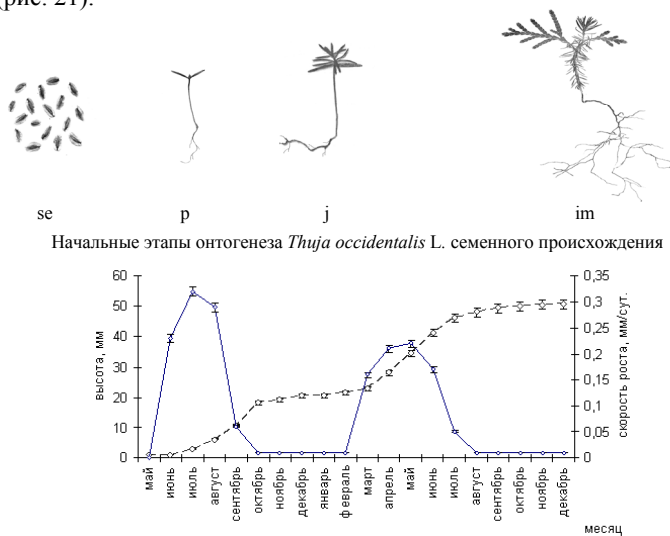


Рис. 21. Динамика и скорость роста эпикотилия туи западной

Семена туи западной высевались в мае, через 1,5 месяца после прорастания начиналась фаза интенсивного роста, составляющая 60 дней, которая приходилась на летние месяцы (июль-август). Затем наступали фазы замедления роста (осень) и выход на плато – стационарное состояние (зима). Продолжительность данного периода, протекавших с сентября до начала марта, составила 190 дней.

Фаза интенсивного роста характеризовалась скоростью 0,23-0,32 мм в сутки, т.е. в данный период рост происходил по экспоненте. Далее отмечалось замедление роста и переход в фазу стационарного состояния; скорость роста в этот период у особей туи западной значительно падала и составляла менее 0,01 мм в сутки. К началу марта у *T. occidentalis* отмечалось резкое увеличение скорости роста (0,22 мм-сут.<sup>-1</sup>). Ход ростовых процессов в течение второго года жизни имел те же закономерности, что и в первый год жизни, однако скорость роста была ниже, чем в первый год. В период интенсивного роста второго года жизни (март-май) особи *T. occidentalis* характеризовались скоростью роста 0,16-0,20 мм-сут.<sup>-1</sup>. Затем с июня по сентябрь происходило замедление роста эпикотилия, а потом и почти полная его приостановка – выход на плато. Скорость роста при этом составила 0,007 мм-сут.<sup>-1</sup>. Возобновление ростовых процессов у *T. occidentalis* происходило с начала марта со скоростью 0,11 мм-сут.<sup>-1</sup>.

При изучении начальных этапов онтогенеза *T. occidentalis* получена типичная кривая, характерная для роста древесных растений. Соотношение периодов роста и покоя у туи западной составило 0,32.

Таким образом, экологические факторы среды оказывают влияние на рост растений, изменяя функциональные свойства, снижая интенсивность ростовых процессов, продуктивность и жизнеспособность особей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Воздействие антропогенного загрязнения на растение – сложное явление, затрагивающее, в первую очередь, физиолого-биохимические процессы. Проведенный анализ онтогенетических состояний растений разных жизненных форм в условиях городской среды позволил выявить экологически значимые показатели на различных уровнях организации живого, отражающие реакцию растений на техногенное загрязнение и обеспечивающие механизмы адаптации. Исследование ряда физиологических процессов дает основание предположить, что поддержка устойчивого состояния организма в условиях антропогенного загрязнения обусловлена координацией комплекса физиологических реакций, происходящей на разных уровнях организации живого: молекулярном, клеточном, организменном и популяционном (рис. 22).

Так, на **молекулярном и клеточном уровнях** обнаружено, что избыток цинка в среде произрастания на начальных этапах онтогенеза растений вызывал нарушения барьерной и транспортной функций клеточных мембран, что выражалось в изменении скорости выхода электролитов и интенсивности сверхслабого свечения. Одновременно наблюдалось снижение потока электронов по основному цитохромному пути и активирование альтернативного цианидрезистентного пути дыхания, доля последнего усиливалась по мере нарастания цинкового токсикоза. Также происходило снижение содержания макроэргического фосфора, при этом в значительной степени поглощался экзогенный АТФ-С<sup>14</sup>.

Среди биохимических тестов, получивших широкое распространение для оценки состояния окружающей среды, большое значение имеет антиоксидантная система растений.

В онтогенезе однолетних растений амаранта багряного и календулы лекарственной обнаружен двухфазный характер изменения активности железосодержащих оксидаз и однофазный характер изменения активности медьсодержащего фермента – полифенолоксидазы. Пики активности пероксидазы и каталазы отмечались в виргинильном и средневозрастном генеративном состояниях, в то время как пик активности полифенолоксидазы приходился на молодое генеративное состояние.

Возможно, что в процессе онтогенеза однолетних растений происходит смена дыхательных систем. Большой вклад в дыхание вносят железосодержащие оксидазы, а при переходе от прегенеративного в генеративный период онтогенеза усиливается роль медьсодержащих комплексов. По-видимому, колебательный характер изменения активности Fe- и Cu-содержащих ферментов объясняется снижением уровня активности одних ферментов и одновременной активизацией других окислительно-восстановительных систем. Изменение доли вклада в общий дыхательный метаболизм различных ферментативных комплексов, и перестройка систем дыхания имеют важное адаптационное значение.

У многолетних травянистых растений, произраставших в условиях антропогенного загрязнения, также обнаружена зависимость работы ферментативных и неферментативных компонентов антиоксидантной защиты от биологического возраста растений. Пик активности пероксидазы, полифенолоксидазы, фенольных соединений и каротиноидов отмечается в средневозрастном генеративном состоянии; в то время как пик активности каталазы, аскорбатоксидазы и содержания аскорбиновой кислоты в вегетативных органах приходится на виргинильное состояние.

Усиление техногенной нагрузки на среду вызывало повышение активности пероксидазы, полифенолоксидазы и увеличение содержания каротиноидов и фенольных соединений; одновременно происходило снижение активности каталазы, аскорбатоксидазы и уменьшение количества аскорбиновой кислоты у газонных растений. Данный факт рассматривается как естественный механизм защиты от антропогенного загрязнения, направленный на сохранение чувствительных внутриклеточных компонентов.

Анализируя **организменный уровень**, следует отметить, что в вегетативных органах растений разного биологического возраста наблюдаются изменения в минеральном и водном обменах, а также специфики ростовых процессах.

У многолетних травянистых растений в условиях городской среды отмечены особенности аккумуляции тяжелых металлов в зависимости от этапа онтогенеза. По мере усиления загрязненности среды обитания, увеличивается суммарное содержание тяжелых металлов и изменяется их соотношение в листьях и корнях растений. Содержание Pb, Cd, Zn и Cu возрастает в экологическом ряду местообитаний, отражающем увеличение степени антропогенного загрязнения.

Регуляция водного обмена является специфическим адаптационным механизмом у растений разных жизненных форм. Однолетние травянистые растения (амарант багряный) характеризуются невысокой водоудерживающей

способностью и интенсивностью транспирации. Многолетние травянистые и древесные растения имеют специфические особенности водного обмена: изменение форм воды, водоудерживающей способности, интенсивности транспирации и строения устьиц.

На **популяционном уровне** биоаккумулятивные свойства ценопопуляций исследуемых видов зависели от демографических характеристик: численности отдельных онтогенетических групп, их жизненности, онтогенетической структуры и продуктивности. На примере многолетних травянистых растений показано, что наибольшей металлоаккумулирующей способностью обладали средневозрастные генеративные особи, поэтому зрелые нормальные ценопопуляции вносят наиболее существенный вклад в круговорот веществ. Максимальное участие в круговороте биогенных элементов (азот) принимает группа виргинильных растений, в круговороте фосфора – группа молодых генеративных особей.

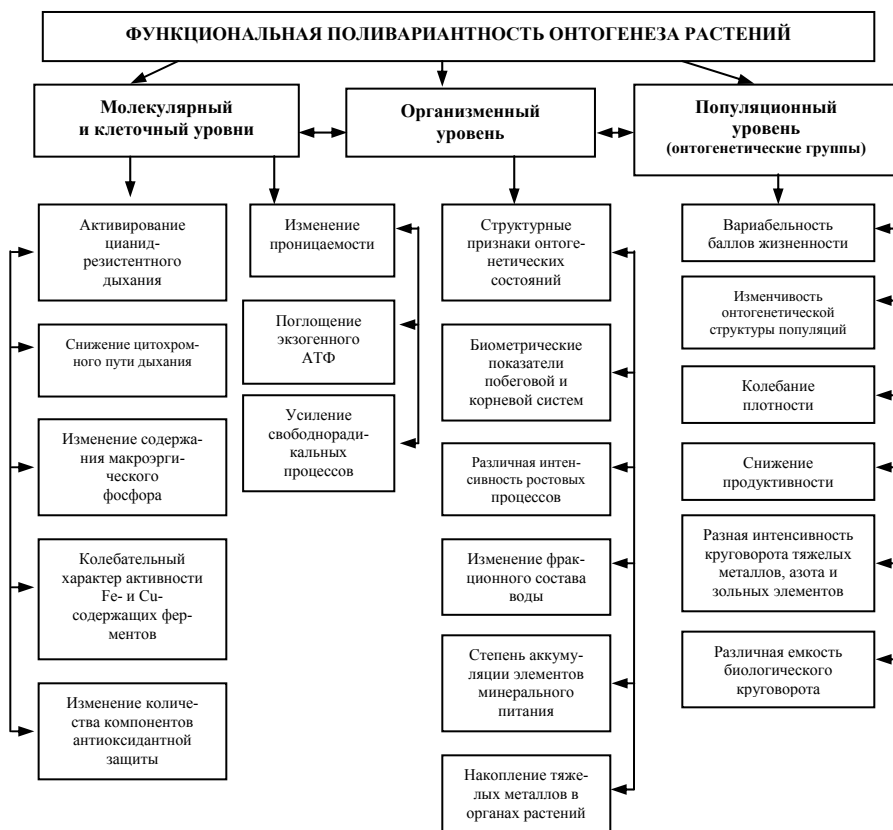


Рис. 22. Схема влияния антропогенного загрязнения на функциональную поливариантность индивидуального развития растений



В условиях загрязнения среды тяжелыми металлами емкость биологического круговорота веществ снижалась и нарушалась скорость миграции элементов.

Таким образом, в условиях городской среды у травянистых и древесных растений происходят изменения на различных структурных уровнях, зависящие от среды обитания. В целом результаты работы показали неразрывную связь функциональной поливариантности онтогенеза растений с изменчивостью среды обитания. В процессе индивидуального развития растений в оптимальных условиях произрастания происходила максимальная сбалансированность физиологических процессов. В условиях антропогенного загрязнения среды при реализации полной программы индивидуального развития растений наблюдались изменения в скорости протекания физиологических процессов: нарушение проницаемости биомембран; изменение концентрации и активности макромолекул (ферменты, белки, пигменты, АТФ); аккумуляция вредных веществ (тяжелые металлы); изменение водного и минерального обменов и др.

Исследования морфофизиологических параметров показали, что разные виды растений обладают разной чувствительностью к действию загрязняющих веществ. Прежде всего, чувствительность или устойчивость растения определяется степенью его экологической пластичности и способности к адаптации. Экологически пластичными и устойчивыми к разным уровням техногенного воздействия оказались виды с широким географическим распространением (ежа сборная, овсяница луговая), а более чувствительными – хвойные (туя западная) и еще наиболее чувствительные однолетние декоративные растения – амарант багряный и календула лекарственная.

Таким образом, степень антропогенного воздействия на растения разных жизненных форм зависит от видовой принадлежности, этапа онтогенеза растений, сезона года, концентрации загрязняющего вещества и продолжительности воздействия.

## **ВЫВОДЫ**

1. Поддержание относительного постоянства физиологических показателей семян и плодов является одним из важнейших условий латентного периода онтогенеза и играет важную роль в нормальном прорастании семян, формировании банка семян природных фитоценозов и устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Сравнительный анализ семян и плодов растений разных жизненных форм выявил различия по влажности, водопоглощающей и водоудерживающей способностям, интенсивности выхода электролитов и всхожести.

2. Влияние тяжелых металлов в модельных опытах на физиологические процессы на начальных этапах онтогенеза растений показало четкие изменения в структурно-функциональных свойствах клеточных мембран проростков овса посевного в динамике нарастания цинкового токсикоза, имеющих двухфазный характер: 1-я фаза – незначительные и обратимые изменения процесса; 2-я – деструкция клеточных мембран.

Прегенеративный период онтогенеза однолетних злаков характеризовался хорошо развитым цианидрезистентным путем дыхания, который по мере дальнейшего роста растений в нормальных условиях минерального питания сменялся основным цитохромным путем. Избыток цинка изменял соотношение путей транспорта электронов, поддерживая высокий уровень цианидрезистентного пути дыхания на начальных этапах онтогенеза и уменьшая вклад основного цитохромного пути, что является примером функциональной поливариантности дыхательного метаболизма у растений.

3. Результаты экологического зонирования территории города Йошкар-Олы показали, что в ряде промышленных районов в почве содержание подвижных форм тяжелых металлов превышало ПДК в несколько раз.

Характер распределения тяжелых металлов у многолетних растений изменяется в зависимости от уровня промышленно-транспортного загрязнения и онтогенетического состояния особей. Наибольшей металлоаккумулирующей способностью обладают группы средневозрастных генеративных растений, вносящие существенный вклад в круговорот веществ.

4. Основные элементы минерального питания, весьма активно поглощаются растениями на ранних этапах онтогенеза, которые в дальнейшем могут легко перераспределяться в другие органы. Скорость круговорота азота и зольных элементов зависит не только от интенсивности поглощения элементов минерального питания и скорости их реутилизации, но и периода онтогенеза, скорости роста растений и состояния окружающей среды.

5. У растений разных жизненных форм в условиях антропогенного загрязнения неодинаково проявляются адаптационные механизмы: изменение фракций воды, интенсивности транспирации и водоудерживающей способности на отдельных этапах онтогенеза. В городских экосистемах и у растений декоративной флоры не обнаружено изменений в процессах водообмена. Отличительная черта исследуемых видов – усиление регуляции водообмена и пластичность реакции к антропогенному загрязнению.

6. В процессе индивидуального развития однолетних растений активность железо- и медьсодержащих ферментов носила колебательный характер, что проявилось в снижении активности одних ферментов и одновременной активизации других окислительно-восстановительных комплексов. Это говорит о большом разнообразии ферментативных систем, активно работающих в онтогенезе растений.

В условиях городской среды у многолетних травянистых растений на разных этапах онтогенеза наблюдалось изменение активности ряда ферментативных и содержания неферментативных компонентов антиоксидантной защиты. При этом обнаружена более четкая работа компонентов антиоксидантной защиты в зависимости от биологического возраста растений, и в меньшей степени - от условий городской среды.

7. Основные характеристики роста растений разных жизненных форм определяются особенностями физиологических и биохимических процессов на отдельных этапах онтогенеза растений. Спектр проявления функциональной поливариантности онтогенеза растений, расширяется с усилением степени

антропогенного воздействия, что может привести к изменению темпов развития растений и разнообразию путей онтогенеза.

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

##### *Монографии:*

1. Воскресенская, О.Л. Эколого-физиологические адаптации туи западной (*Thuja occidentalis* L.) в городских условиях: монография / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. – 130 с.
2. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание / отв. ред. О.Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. – 326 с.
3. Экология города Йошкар-Олы: научное издание / Отв. ред. О.Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2007. – 300 с.

##### *Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:*

1. Воскресенская, О.Л., Влияние избытка цинка на накопление железа и активность железосодержащих ферментов у овса / О.Л. Воскресенская, И.А. Чернавина, В.А. Аксенова // Физиология растений. – М.: Наука, 1986. – Т. 33, вып. 6. – С. 1056-1060.
2. Воскресенская, О.Л. Влияние избытка цинка в среде роста на свойства клеточных мембран растений овса / О.Л. Воскресенская, А.В. Аксенова, Н.В. Гужова // Биологические науки. – М.: Наука, 1991. – С. 80-86.
3. Сыроватская, Г.В. Погрешность ионометрического метода определения нитратов в растительном материале / Г.В. Сыроватская, О.Л. Воскресенская // Известия высших учебных заведений. Серия Химия и химическая технология. – М.: Наука, 1993. – Т. 3. – С. 32-35.
4. Жукова, Л.А. Морфологические и физиологические особенности онтогенеза календулы лекарственной в посевах разной плотности / Л.А. Жукова, О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева // Экология. – М.: Наука, 1996. – Т. 2. – С. 104-110.
5. Воскресенская, О.Л. Особенности некоторых декоративных форм туи западной, произрастающих на урбанизированных территориях / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – Вып. 1(11). – С. 24-27.
6. Половникова, М.Г. Влияние условий городской среды на водообмен газонных трав в процессе онтогенеза / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – М.: Изд-во РУДН, 2007. – № 3. – С. 19-26.
7. Воскресенская, О.Л. Изменение активности окислительно-восстановительных ферментов в процессе онтогенеза травянистых растений / О.Л. Воскресенская, М.Г. Половникова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – Краснодар: Изд-во КубГАУ, 2008. – № 1 (10). – С. 96-102.
8. Половникова, М.Г. Изменение активности компонентов антиоксидантной системы и полифенолоксидазы газонных растений на разных этапах онтогенеза в условиях городской среды / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Физиология растений. – М.: Наука, 2008. – Т. 55. – № 5. – С. 777-785.
9. Алябышева, Е.А. Динамика проницаемости клеточных мембран в онтогенезе мезофитов и гигрофитов в изменяющейся среде / Е.А. Алябышева, О.Л. Воскресенская // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – М.: Изд-во РУДН, 2008. – № 3. – С. 12-19.

10. Воскресенская, О.Л. Оценка ферментативной активности и содержания стрессовых белков в тканях некоторых видов декоративных растений / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева, О.А. Бердникова, Е.Р. Юсупова // Известия Самарского НЦ РАН. Специальный выпуск «Безопасность. Технологии. Управление». – Самара: Изд-во Самарского НЦ РАН, 2008. – С. 250-253.

11. Сарбаева, Е.В. Оценка активности железосодержащих оксидаз у декоративных растений в условиях урбанизированной среды / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – М.: Изд-во РУДН, 2008. – № 4. – С. 23-27.

12. Воскресенский, В.С. Изучение накопления радионуклидов в системе «почва – растение» в условиях антропогенного загрязнения / В.С. Воскресенский, О.Л. Воскресенская // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – Краснодар: Изд-во КубГАУ, 2008. – № 5 (14). – С. 125-128.

13. Воскресенская, О.Л. Динамика содержания тяжелых металлов в *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata* (Poaceae) и *Trifolium pratense* (Fabaceae) в условиях города Йошкар-Олы / О.Л. Воскресенская, М.Г. Половникова // Растительные ресурсы. – СПб.: Наука, 2009. – № 1. – Т. 45. – С. 77-85.

14. Воскресенская, О.Л. Семена как латентный период онтогенеза растений и его физиологические особенности / О.Л. Воскресенская // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – Краснодар: Изд-во КубГАУ, 2009. – № 2 (17). – С. 94-98.

#### Авторские свидетельства и электронные ресурсы:

1. Шафринский, Ю.С. Свидетельство на стандартный образец дерново-подзолистой почвы САДПП-01, N1364-78 / Ю.С. Шафринский, В.С. Николаевский, В.М. Шорин, А.А. Горшкова, А.И. Мошкин, О.Л. Лоскутова (Воскресенская). – М., 1978. – 12 с.

2. Шафринский, Ю.С. Свидетельство на стандартный образец состава злаковой травосмеси СБМТ-01, N 1485-01 / Ю.С. Шафринский, В.С. Николаевский, А.А. Горшкова, Т.Д. Швецова, О.Л. Лоскутова (Воскресенская). – М., 1978. – 24 с.

3. Сарбаева, Е.В. Некоторые аспекты устойчивости туи западной в городских экосистемах / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Электронный ресурс <http://www.marsu.ru/bhf/ecology/thuja>, 2008.

#### Статьи в других изданиях:

1. Грошева, Н.П. Физиологические аспекты изучения онтогенеза лекарственных растений в искусственных популяциях / Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская, С.Е. Королев // Отчет по ПНИЛ МарГУ, № ГР01910056055, ин. № 12930004221. – Йошкар-Ола, 1993. – С. 27-39.

2. Жукова, Л.А. Онтогенез календулы лекарственной / Л.А. Жукова, Э.В. Шестакова, Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская, Р.С. Лошкарёва, Е.Л. Мамаева / Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. – Т. 1. – С. 69-73.

3. Жукова, Л.А. Онтогенез амаранта багряного / Л.А. Жукова, О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева, Р.Ф. Женихова / Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие с грифом УМО. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 68-73.

4. *Сарбаева, Е.В.* Онтогенез туи западной / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская, Л.А. Жукова / Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие с грифом УМО. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2002. – Т. 3. – С. 25-28.

5. *Воскресенская, О.Л.* Морфофизиологические особенности плодов и семян лекарственных растений / О.Л. Воскресенская, М.Г. Половникова, Е.В. Сарбаева / Морфофизиологические / Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2004. – Т. 4. – С. 18-30.

6. *Жукова, Л.А.* Онтогенез ежи сборной / Л.А. Жукова, И.М. Ермакова, Е.В. Зубкова, О.Л. Воскресенская, М.Г. Половникова / Онтогенетический атлас растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2007. – Т. 5. – С. 252-261.

7. *Воскресенская, О.Л.* Экологический аспект онтогенетической адаптации растений по изменению активности магний-зависимой АТФ-азы / О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябьева // Вестник Марийского государственного университета. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2007. – № 1. – С. 107-112.

8. *Воскресенская, О.Л.* Эколого-физиологические адаптации растений в условиях городской среды / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева, М.Г. Половникова / Ежегодный доклад о состоянии окружающей среды Республики Марий Эл за 2007 год. – Йошкар-Ола: М-во сельского хозяйства, продовольствия и природопользования Республики Марий Эл, 2008. – С. 163-165.

9. *Воскресенская, О.Л.* Динамика ростовых процессов и накопление тяжелых металлов в онтогенезе подорожника большого / О.Л. Воскресенская // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия «Лес. Экология, Природопользование». – Йошкар-Ола: Изд-во МарГТУ, 2009. – Вып. 1. – С. 71-80.

*Список основных работ, опубликованных в международных, Всероссийских и региональных сборниках и материалах конференций:*

1. *Шафринский, Ю.С.* Требование к хранению стандартных образцов почв и растений / Ю.С. Шафринский, В.С. Николаевский, Т.Д. Швецова, Г.К. Зверева Н.Ю. Герасименко, О.Л. Воскресенская // Сб. науч. трудов «Селекция и возделывание кормовых трав на Дальнем Востоке». – Новосибирск, 1982. – С. 116-140.

2. *Чернавина, И.А.* Медьсодержащие оксиды растений овса в условиях избытка цинка / И.А. Чернавина, О.Л. Воскресенская // Межвуз. сб. «Ферменты, ионы и биоэлектrogenез у растений». – Горький, 1984. – С. 95-101.

3. *Воскресенская, О.Л.* Влияние избытка цинка на поглощение металлов растениями овса / О.Л. Воскресенская, И.А. Чернавина, В.А. Аксенова // Межвуз. сб. «Физиология устойчивости растений Нечерноземной зоны РСФСР». – Саранск, 1986. – С. 34-41.

4. *Аксенова, В.А.* Основной и альтернативный путь дыхания корней овса, выращенных при избытке цинка / В.А. Аксенова, О.Л. Воскресенская // Материалы Всесоюзной конференции «Актуальные проблемы охраны и рационального использования природных ресурсов». – Уфа, 1987. – С. 54.

5. *Воскресенская, О.Л.* Влияние избытка цинка на целостность мембран и сверхслабое свечение корней овса / О.Л. Воскресенская // Депонировано в ВНИИТИ 27 марта 1987. – № 2103-в87, 1987. – 15 с.

6. *Воскресенская, О.Л.* Влияние избытка цинка в среде произрастания на накопление АТФ-С<sup>14</sup> растениями овса / О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева // Межвуз. сб. «Физиология устойчивости растений и регуляторы роста». – Саранск, 1987. – С. 122-128.

7. Аксенова, В.А. Особенности энергетического обмена митохондрий корней овса, выращенных при избытке цинка / В.А. Аксенова, О.Л. Воскресенская // Межвуз. сб. «Регуляция ферментативной активности у растений». – Горький, 1988. – С. 19-24.

8. Аксенова, В.А. Влияние избытка цинка в среде на динамику формирования цианидрезистентного дыхания в корнях овса / А.В. Аксенова, О.Л. Воскресенская // Межвуз. сб. «Регуляция ферментативной активности у растений». – Горький, 1990. – С. 36-43.

9. Воскресенская, О.Л. Физиолого-биохимические изменения в онтогенезе календулы лекарственной / О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева, Н.М. Смирнова, С.Е. Королев // Материалы Всесоюзной конференции «Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы». – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1991. – С. 25-26.

10. Борисова, Т.А. Влияние избытка цинка на рост проростков пшеницы / Т.А. Борисова, О.Л. Воскресенская // Материалы III Международного симпозиума «Корни и окружающая среда». – Вена, 1991. – С. 33.

11. Грошева, Н.П. Изменение физиолого-биохимических показателей в онтогенезе лекарственных растений при разных плотностях / Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская, Н.М. Смирнова, С.Е. Королев // Отчет по ПНИЛ МарГУ № ГР01910056055, ин. № 1290007876. – Йошкар-Ола, 1992. – С. 38-54.

12. Грошева, Н.П. Изменение проницаемости клеточных мембран фракционного состава воды в онтогенезе сельскохозяйственных культур в связи с различными условиями минерального питания / Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская // Межвуз. сб. «Ферменты, ионы и биоэлектrogenез у растений». – Нижний Новгород, 1992. – С. 36-41.

13. Пигулевская, Т.К. Влияние внутрипопуляционных взаимодействий на морфо-физиологические параметры в онтогенезе малолетних растений / Т.К. Пигулевская, Э.В. Шестакова, Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская, И.В. Князева, Н.В. Илюшечкина, В.В. Станиславский // Материалы Всероссийского совещания «Экология популяций: структура и динамика» – М., 1995. – Ч. 2. – С. 894-901.

14. Воскресенская, О.Л. Особенности роста амаранта багряного в посадках разной плотности / О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева, Л.А. Жукова // Труды Первой Всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению. – СПб., 1996. – С. 121-122.

15. Грошева, Н.П. Физиологические аспекты изучения популяций растений / Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская // Всероссийский популяционный семинар «Экология и генетика популяций». – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1998. – С. 212-214.

16. Воскресенская, О.Л. Изменение содержания металлов в онтогенезе *Amarantus cruentus* L. в популяционных локусах разной плотности / О.Л. Воскресенская // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 210-211.

17. Соловьева, Е.В. Показатели водного режима и активности каталазы у различных декоративных форм туи западной / Е.В. Соловьева, А.Н. Баранова, О.Л. Воскресенская // Онтогенез и популяция: сб. материалов III Всероссийского популяционного семинара. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2001. – С. 167-168.

18. Соловьева, Е.В. Изменение некоторых физиологических параметров хвои туи западной в сезонной динамике / Е.В. Соловьева, А.Н. Баранова, О.Л. Воскре-

сенская // Актуальные вопросы экологической физиологии в XXI веке: материалы международной конференции. – Сыктывкар, 2001. – С. 331-332.

19. *Силкина, О.В.* Динамика накопления металлов в онтогенезе амаранта багряного / О.В. Силкина, Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке: тезисы докладов международной конференции. – Сыктывкар, 2001. – С. 328-329.

20. *Сарбаева, Е.В.* Семенная продуктивность и физиологические особенности семян туи западной / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Популяция, сообщество, эволюция: материалы Всероссийской конференции. – Казань, 2001. – Ч. 1. – С. 83-84.

21. *Силкина, О.В.* Онтогенетические изменения морфологических признаков амаранта багряного в популяционных локусах разной плотности / О.В. Силкина, Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке: тезисы докладов международной конференции. – Сыктывкар, 2001. – С. 329-330.

22. *Сарбаева, Е.В.* Оценка жизненности и семенной продуктивности туи западной в посадках г. Йошкар-Олы / Е.В. Сарбаева, И.А. Щепелева, О.Л. Воскресенская // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. – Нижний Тагил: Изд-во Нижнетагильский гос. пед. ин-т, 2002. – С. 148-150.

23. *Воскресенская, О.Л.* Изменение ростовых процессов на ранних этапах онтогенеза туи западной / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева, О.В. Колескина // Материалы V съезда физиологов растений России. – Пенза, 2003. – С. 384-385.

24. *Сарбаева, Е.В.* Мониторинг химического состава побегов туи западной в различных районах г. Йошкар-Ола / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. – Казань, 2003. – С. 231.

25. *Воскресенская, О.Л.* Эколого-физиологические аспекты изучения онтогенеза туи западной / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева // Методы популяционной биологии. сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2004. – С. 36-38.

26. *Сарбаева, Е.В.* Особенности физиологических процессов туи западной в связи с ее устойчивостью в условиях г. Йошкар-Олы / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всероссийской научной конференции – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2004. – С. 174-175.

27. *Половникова, М.Г.* Влияние растворов солей микроэлементов на всхожесть семян ряда лекарственных растений / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2004. – С. 165-166.

28. *Сарбаева, Е.В.* Некоторые особенности популяций туи западной в городских условиях / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Популяции в пространстве и времени. Сборник материалов докладов 8 Всероссийского популяционного семинара. – Нижний Новгород, 2005. – С. 370-372.

29. *Половникова, М.Г.* Изменение показателей водного режима газонных трав в условиях городской среды / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Особь и популяция – стратегии жизни: сб. материалов IX Всероссийского популяционного семинара. – Уфа: Издательский дом ООО «Вили Окслер», 2006. – Ч. 1. – С. 398-402.

30. *Воскресенская, О.Л.* Эколого-физиологические подходы при изучении адаптаций в онтогенезе однолетников / О.Л. Воскресенская // Принципы и спосо-

бы сохранения биоразнообразия: материалы третьей Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. – С. 7-8.

31. *Сарбаева, Е.В.* Физиологические механизмы адаптации *Thuja occidentalis* L. в условиях урбанизированных территорий / Е.В. Сарбаева, О.Л. Воскресенская // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы третьей Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. – С. 331-332.

32. *Половникова, М.Г.* Роль проницаемости клеточных мембран в прорастании семян / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская, Е.Г. Половникова // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства. Мосоловские чтения: сб. материалов международной научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2007. – С. 22-24.

33. *Воскресенская, О.Л.* Специфика клеточного дыхания на начальных этапах онтогенеза растений в условиях избытка цинка / О.Л. Воскресенская // Физиология растений: становление, развитие, перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 75-летию кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского госуниверситета. – Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 2007. – С. 146-152.

34. *Воскресенская, О.Л.* Воздействие факторов городской среды на физиологические процессы растений разных жизненных форм / О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябьева, Е.В. Сарбаева, М.Г. Половникова // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства. Мосоловские чтения: сб. материалов международной научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2008. – С. 196-198.

35. *Воскресенская, О.Л.* Особенности физиологических процессов в ходе онтогенеза растений в условиях городской среды / О.Л. Воскресенская // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы третьей Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола; Пушино, 2008. – С. 405-408.

36. *Воскресенская, О.Л.* Физиологические особенности онтогенеза декоративных растений в условиях городской среды / О.Л. Воскресенская, Т.В. Макарова // Материалы X Всероссийского семинара «Современное состояние и пути развития популяционной биологии». – Ижевск: КнигоГрад, 2008. – С. 396-398.

37. *Воскресенская, О.Л.* Динамика развития цинкового токсикоза на начальных этапах онтогенеза однолетних растений / О.Л. Воскресенская // Международная научная конференция «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера». – Апатиты, 2009. – С. 81-83.

38. *Воскресенский, В.С.* Изменение содержания тяжелых металлов и радионуклидов в онтогенезе клевера лугового в условиях антропогенного загрязнения / В.С. Воскресенский, О.Л. Воскресенская // Международная научная конференция «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера». – Апатиты, 2009. – С. 83-85.

39. *Воскресенская, О.Л.* Динамика ростовых процессов в онтогенезе однолетних растений / О.Л. Воскресенская, Л.А. Жукова, О.А. Бердникова // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства. Мосоловские чтения: сб. материалов международной научно-практической конференции. – Вып. 11. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2009. – С. 378- 380.



40. *Воскресенская, О.Л.* Эколого-биологические особенности онтогенеза растений в урбанизированной среде / О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева, М.Г. Половникова, В.С. Воскресенский // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства. Мосоловские чтения: сб. материалов международной научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2009. – Вып. 11. – С. 380-383.

41. *Шопина, А.Д.* Изменение физиологических показателей у однолетних декоративных растений в условиях загрязнения окружающей среды / А.Д. Шопина, О.А. Бердникова, Т.В. Боровикова, О.Л. Воскресенская // Международная научная конференция «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата». – Апатиты, 2009. – С. 70-71.

*Учебные и методические пособия:*

1. *Воскресенская, О.Л.* Руководство к большому практикуму / О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1994. – 62 с.

2. *Воскресенская, О.Л.* Экология города Йошкар-Олы: учебное пособие / О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябышева, Т.И. Копылова, Е.В. Сарбаева, А.Н. Баранова. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2004. – 200 с.

3. *Воскресенская, О.Л.* Организм и среда: факториальная экология: учебное пособие с грифом УМО / О.Л. Воскресенская, Е.А. Скочилова, Т.И. Копылова, Е.А. Алябышева, Е.В. Сарбаева. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2005. – 178 с.

4. Учебные программы общепрофессиональных, специальных дисциплин и практик по специальности 013500 – Биоэкология: учебно-методическое пособие с грифом УМО / под ред. О.Л. Воскресенской, Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2005. – 252 с.

5. *Воскресенская, О.Л.* Большой практикум по биоэкологии: учебное пособие / О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябышева, М.Г. Половникова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – 108 с.

6. *Воскресенская, О.Л.* Физиология растений: учебное пособие с грифом УМО / О.Л. Воскресенская, Н.П. Грошева, Е.А. Скочилова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. – 148 с.

Подписано в печать 12.10.2009 г.  
Формат 60×84/16. Усл. печ. л. 2,85. Тираж 150 экз. Заказ № 2692.

*Отпечатано с готового оригинал-макета*

ООО «Стринг»  
424002, г. Йошкар-Ола, ул. Коммунистическая, 31.